ACES LIBRARY

THE UNIVERSITY

OF ILLINOIS

LIBRARY

580.5

F

v.106

n.s. v.6

BIOLOGY

Botany

580.5
F
v.106
n.s.v.6

ACES LIBRARY

# Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Thelygonum Cynocrambe L.

27Se'15

Von **Hans Schneider.**

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

Die vorliegende Untersuchung beschäftigt sich mit Thelygonum Cynocrambe Linné (Cynocrambe prostrata Gaertner), einem monoecischen, einjährigen Kraut der mediterranen Flora. Die unscheinbare Pflanze kommt an den Küsten und auf den Inseln des westlichen Mittelmeeres an Felsen und Mauern, unter Gestrüpp, in Oelbaumhainen, an bebauten Stellen, überhaupt an schattigen Orten sehr häufig vor (Penzig 1902, pag. 96). Schon früh zog sie durch die eigentümliche Stellung ihrer Blätter und Blüten die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich. Daher liegt auch bereits eine ziemlich umfangreiche Literatur über Thelygonum vor, durch die jedoch weder die Morphologie, noch die systematische Stellung der Pflanze völlig geklärt worden ist. Nach der zusammenfassenden Darstellung in Engler's und Prantl's „Natürlichen Pflanzenfamilien“ durch V. A. Poulsen (1893) ist meines Wissens nur eine Arbeit erschienen, die sich mit Thelygonum beschäftigt, die Abhandlung von Gabriele Balicka-Iwanowska (1897) über „die Morphologie des Thelygonum Cynocrambe“, deren Bedeutung vor allem in den Angaben über die Entwicklung der Blüten zu suchen ist. Leider wurde ich mit dieser Arbeit durch einen Zufall erst gegen Ende meiner Untersuchungen bekannt. Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien, die in neuerer Zeit doch als wesentliche Hilfsmittel für den Ausbau einer natürlichen Pflanzenordnung anerkannt werden (Wettstein 1911, pag. 27, 31), sind an Thelygonum noch nicht vorgenommen worden. So war es denn wünschenswert, die Pflanze noch einmal zum Gegenstande eingehender Beobachtungen und Betrachtungen zu machen.

---

Die zu den Untersuchungen verwandten Pflanzen verdanke ich meinem Lehrer, Geheimrat Eduard Strasburger, der sie an der Riviera sammelte und in lebendem Zustande nach Bonn sandte. Hier wurden sie von dem Techniker des Botanischen Instituts, Hubert



318382

Sieben, unter Glasglocken in Wasser gestellt, bis sie sich erholt hatten. Sodann fixierte er sie in dem bekannten Carnoyschen Gemisch.

Die Fixierung mit Eisessig-Alkohol ergab zufriedenstellende Resultate, wenn sie auch nicht so gut ausfiel, wie man es sonst von dem Gemisch erwarten darf. Insbesondere waren viele der kugeligen Pollenkörner eingedrückt und daher kalottenförmig, wodurch ihr Studium erschwert wurde. Pflanzen einer zweiten Sendung aus Italien wurden daher mit dem Gemisch von Regaud (1909, pag. 921: 3%ige wässerige Kaliumbichromatlösung 4 Vol. + Formol 1 Vol.) behandelt. Die Fixierung fiel sehr gut aus.

Das Material wurde noch ergänzt durch Früchte, die in Italien gesammelt worden waren und mir zur Gewinnung von Wurzelspitzen und lebenden Pflanzen dienten. Die Wurzelspitzen wurden in der Flemming'schen Lösung (Bonner Mischung) fixiert. Für die Färbung der Mikrotomschnitte, die durch ganze Stengelspitzen bezw. Stengelknoten geführt wurden, bediente ich mich der Eisenalaun-Hämatoxylinmethode nach Heidenhain und des Flemming'schen Dreifarbenverfahrens.

## I. Bemerkungen über die Keimung und über die somatischen Zellen.

Die mir zuerst zur Verfügung gestellten Früchte ergaben bei der Aussaat (im Sommer 1911) nur wenige Pflanzen, wahrscheinlich, weil sie nicht ganz ausgereift waren. Auf meine Bitte sandte mir Herr A. Berger-La Mortola neues Material, das ich zum Teil im Spätherbst 1911 aussäte, also zu einer Zeit, in der die Pflanze auch in ihrer Heimat aufgeht. Die Keimung erfolgte unregelmäßig und wenig ausgiebig. Auch gelangten die gewonnenen, vegetativ kräftig entwickelten Pflanzen, wohl infolge zu schwacher Beleuchtung, nicht zur Blüte. Gute Erfolge erzielte ich erst im Sommer 1912 bei der Verwendung des Restes der durch A. Berger übersandten Früchte. — Bei der Keimung durchbrechen die Wurzeln die holzige Fruchtschale. Sie wachsen dann mitten durch das unten zu beschreibende, infolge von Wasseraufnahme stark angeschwollene Fruchtanhängsel, das bald darauf abfällt. Die Keimung verläuft epigaeisch. Die Hauptwurzel erreicht keine bedeutende Länge, sondern bildet bald ein reich verzweigtes Geflecht von Seitenwurzeln aus. Noch lange Zeit nach der Keimung findet man auf der Spitze eines der Keimblätter die der Länge nach gespaltene Fruchtschale.

An Querschnitten durch die Spitzen eben ausgekeimter Wurzeln stellte ich die diploide Chromosomenzahl fest. Nach den Ergebnissen

der Zählung an Kernen der Pollenmutterzellen (pag. 19) war die Zahl 20 zu erwarten. In der Tat ergab sich diese Zahl an allen vollständigen Kernplatten. Zwei solcher sind in Fig. 1 dargestellt. Sie lassen leicht die paarweise Anordnung der Chromosomen erkennen, auf die Strasburger wegen ihrer theoretischen Wichtigkeit seit 1905 (pag. 19) oft hingewiesen hat, zeigen auch deutlich, daß zwischen den Chromosomen Größendifferenzen herrschen, wenn diese auch nicht sehr ausgeprägt sind. Ich bin überzeugt, daß sie hier, wie auch bei anderen Pflanzen, durch die optische Projektion oft übertrieben werden, da doch meist die Chromosomen nicht genau in einer Ebene liegen. Daher kann ich bei der großen Zahl von Chromosomen auch keine sicheren Angaben über ihre Größenabstufung machen. Deutlich tritt aber hervor, daß die zu einem Paar angeordneten Chromosomen gleich groß sind.

Während die ruhenden Pollenmutterzellen von Thelygonum keine Chromatinansammlungen zeigen, sind letztere in somatischen ruhenden Zellen der Pflanze stets anzutreffen. Sie nimmt daher eine zwischen dem Fritillaria- und dem Capsella-Typus (Rosenberg 1904) vermittelnde Stellung ein, in derselben Weise wie Musa (Tischler 1910) und Adoxa (Lagerberg 1909). Die Zahl ihrer Chromatinknoten stimmt nicht mit der Chromosomenzahl überein und erreicht diese wohl nie, variiert auch zwischen weiten Grenzen. Es handelt sich bei ihnen also nicht um Prochromosomen im eigentlichen Sinne des Wortes.

Fig. 1. Kernplatten aus Wurzelspitzen.

Aufgefallen ist es mir, daß die Zahl der Nukleolen, die in jungen Geweben zwischen 1 und 4 schwankt, in lebenden Zellen der Gefäßbündel des Stengels mit großer Regelmäßigkeit 2 beträgt.

## II. Morphologischer Aufbau der Pflanze.

Das Charakteristische in der äußeren Morphologie von Thelygonum Cynocrambe ist der Blattstellungswechsel [vgl. Fig. 2[1])]. Im unteren Abschnitt der Pflanze stehen die Blätter opponiert und dekussiert an den flachen Stengelseiten und tragen in den Achseln nur weibliche Infloreszenzen. Im oberen Abschnitt haben die Knoten nur

1) Die in Fig. 2 und 7 wiedergegebenen Photographien fertigte Herr Dr. Uhlenhaut an, wofür ich ihm hiermit meinen Dank abstatte.

je ein Blatt, und so entsteht eine $^1/_4$-Spirale. In den Blattachseln stehen auch hier nur weibliche Blüten; gegenüber jedem Blatte findet sich aber eine männliche Infloreszenz. Für die nähere Darstellung der Verhältnisse verweise ich auf die vollkommen zutreffende Beschreibung Eichlers (1878, p. 93 ff.), die ich im folgenden nur durch einige Bemerkungen ergänzen möchte. — Durch viele Zählungen stellte ich fest, daß der Blattstellungswechsel meist nach dem dritten zweigliedrigen Wirtel (das Kotyledonenpaar mitgerechnet) eintritt, weniger häufig erst nach dem vierten, sehr selten bereits nach dem zweiten oder erst nach dem fünften. Die Bereicherungszweige verhalten sich in bezug auf Blatt- und Blütenstellung wie die Hauptachse. Rechnet man ihnen die Blattknoten der Hauptachse zu, die unterhalb ihrer Anwachsstelle liegen, so gehen sie nach derselben Zahl von zweiblätterigen Wirteln zur $^1/_4$-Spirale über wie ihre Hauptachse. Dies zeigt z. B. auf der Photographie Fig. 2 der Zweig rechts, der aus dem untersten Knoten der Hauptachse (von dem man freilich nur einen nach vorn ragenden Blattstiel sieht), entspringt und dann noch, wie die Hauptachse, zwei zweiblätterige Wirtel hat. Rechter und linker Bereicherungszweig eines Knotens verhalten sich meist gleich.

Fig. 2. Photographie einer erwachsenen Pflanze.

Gegen den Sproßscheitel hin sind die Blätter, da sich die Internodien noch nicht gestreckt haben, enger beisammen gerückt. Die jungen Organe in der Nähe des Gipfels sind von großen, meist kolben- oder schildförmigen, an Gestalt und Länge aber stark variierenden Schleimdrüsen umstellt, die G. Balicka-Iwanowska zuerst bemerkt hat. Sie besitzen ein einschichtiges Drüsenepithel mit großen, plasmareichen Zellen, in denen die Fehlingsche Lösung Glykose nachzuweisen gestattet. Ihren Ursprung nehmen sie, wie ich feststellte, aus der oberen Fläche der Hüllblätter, die die Gipfelknospe umgeben, und zwar in ganz geringer Entfernung vom Stengel (Fig. 3).

Der Habitus älterer Pflanzen ändert sich, besonders bei guter Ernährung, oft auffallend. An den untersten Knoten können die schon erwähnten Bereicherungszweige entspringen, die unter Umständen noch von serialen Beisprossen begleitet sind, so daß der sonst einfache Stengel eine reiche Gliederung aufweist. Eine solche stellte sich bei allen in Bonn gezogenen Pflanzen schließlich ein, während das italienische Material sie seltener zeigte, vielleicht aber nur, weil die Pflanzen ziemlich jung waren.

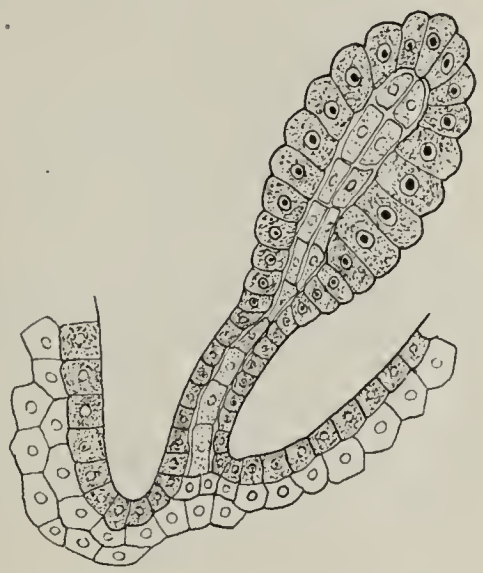


Fig. 3. Schleimdrüse von Thelygonum (nach Photographie).

Der Vergleich der männlichen und weiblichen Blüten ergibt einen deutlich ausgeprägten sexuellen Dimorphismus, auch wenn man von ihrer Stellung absieht. Die männlichen Blüten sitzen auf dünnen Stielchen, die von einem nur schwach entwickelten Gefäßbündel durchzogen und mit einer charakteristischen Abbruchstelle ausgestattet sind. Sie blühen schnell auf und fallen dann alsbald ab. Die Stiele der weiblichen Blüten, die eine längere Lebensdauer besitzen, sind weit dicker und auch gefäßreicher. Das Perigon der männlichen Blüten ist viel größer als das der weiblichen. Bei jenen ist es tief gespalten und breitet sich aus, bei diesen bleibt es röhrenförmig. Auffallend ist es auch, daß die Zahl der männlichen Blüten die der weiblichen lange nicht erreicht, während sonst im Pflanzenreich fast durchweg das umgekehrte Verhältnis herrscht. (Ganz ähnliche Dinge fand Goebel (1910) bei Begonia, Umbelliferen, Euphorbiaceen und Urticaceen.)

Was Poulsen (1893) über die Anatomie von Stengel und Blatt sagt, läßt sich im allgemeinen bestätigen, so daß nicht viele Ergänzungen zu machen sind. Die Stengelepidermis weist langgestreckte, mit ge-

raden Wänden aneinander grenzende Zellen auf. Im Gegensatz zu Poulsen fand ich bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen in ihr ziemlich viele, dem Rubiaceentyp angehörende Stomata. Die Rinde der Pflanze enthält keinerlei mechanische Elemente, besteht vielmehr durchweg aus großen, dünnwandigen Zellen, die nur wenig Chlorophyll führen. Daher hat die Pflanze eine hellgrüne Farbe und läßt schon von außen die Stelle deutlich erkennen. Das Xylem besteht aus ungemein zahlreichen kleinen, radial gestellten Reihen von Gefäßen, die sich ganz aneinander schließen, so einen Zylinder bildend. An der Außenseite des wenigschichtigen Cambiums ist der Bast zu kleinen Gruppen angeordnet (Fig. 4). Abnormitäten im Stengelbau kommen nicht vor.

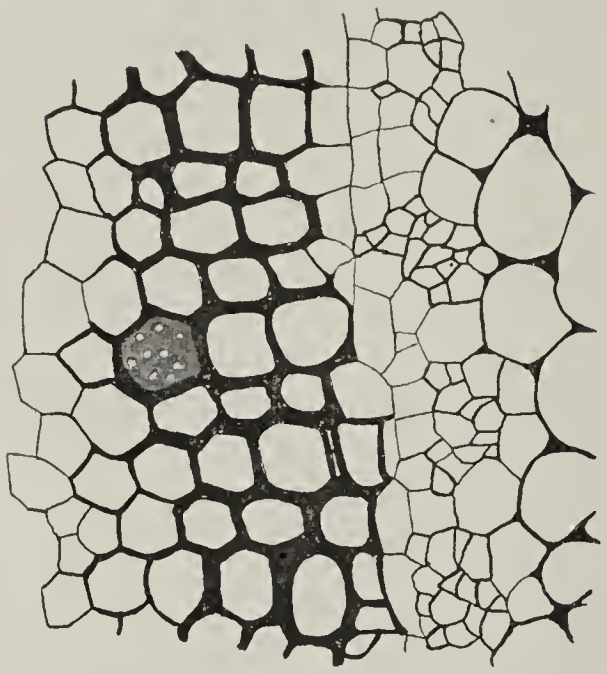


Fig. 4. Teil eines Stengelquerschnittes; Gefäßbündelring, Bast. (nach Photographie).

Wie schon erwähnt, weisen die Zellen der Rinde nur wenig Chlorophyll auf. Dagegen führen die Zellen des Markes sehr viel Chlorophyll, wie Querschnitte durch frische Stengelstücke zeigen. Der größte Chlorophyllgehalt findet sich in den Markschichten, die den Gefäßbündelring von innen begrenzen. Gegen die Mitte des Marks, welches übrigens an älteren Pflanzen eine weite Höhlung umschließt, nimmt er schnell ab. Doch besitzen die innersten Schichten des Marks immer noch ebensoviel Chlorophyll wie die Rinde. Diese Verteilung des Assimilationsgewebes im Stengel ist recht eigenartig. Sie steht zwar im Pflanzenreich nicht vereinzelt da; auch von anderen Gewächsen (z. B. Tilia) ist ja bekannt, daß sie innerhalb ihres Gefäßbündelrings Chlorophyll führen. Doch zeichnet sich Thelygonum vor ihnen durch die relative Größe des Chlorophyllgehalts im Mark aus.

Die oben abgeflachten Blattstiele haben, wie die Stengelrinde, glattwandige Epidermiszellen. Sie werden von drei Gefäßbündelsträngen durchzogen, die gesondert in das Blatt hineintreten und eine Strecke weit von Scheiden begleitet sind. Die Epidermis der Blattoberseite ist papillös ausgebildet (vgl. H. R. von Guttenberg 1905). Zwischen ihr und dem lockeren Schwammgewebe liegen zwei Palissadenschichten.

Ein besonders charakteristisches anatomisches Merkmal der Pflanze ist das Auftreten von zahlreichen Raphidenbündeln, die in große Idio-

blasten eingebettet sind. Sie finden sich in allen Teilen der Pflanze, sehr häufig in der Rinde und den Blättern, aber auch im Perianth der Blüten, sogar in den Antherenwandungen. Vor allem die Fruchtschale ist im unteren Teile ungewöhnlich reich an raphidenführenden Zellen (s. Fig. 23 *a, b*). Man kann wohl Poulsen beistimmen, wenn er hervorhebt, daß damit ein wirksamer Schutz gegen Tierfraß gegeben sei.

## III. Das Problem der Blatt- und Blütenstellung.

### a) Geschichtliches.

Der eigentümliche, im vorigen Abschnitt kurz geschilderte Aufbau der Pflanze hat von jeher das Interesse der Morphologen auf sich gezogen. Es konnte nicht ausbleiben, daß verschiedene Deutungen der Blatt- und Blütenstellung versucht wurden. Ich gebe im folgenden eine knappe Darstellungderselben und bezeichne dabei die beiden morphologisch verschiedenen Abschnitte der Pflanzedurch die kurzen Ausdrücke „oben“ und „unten“.

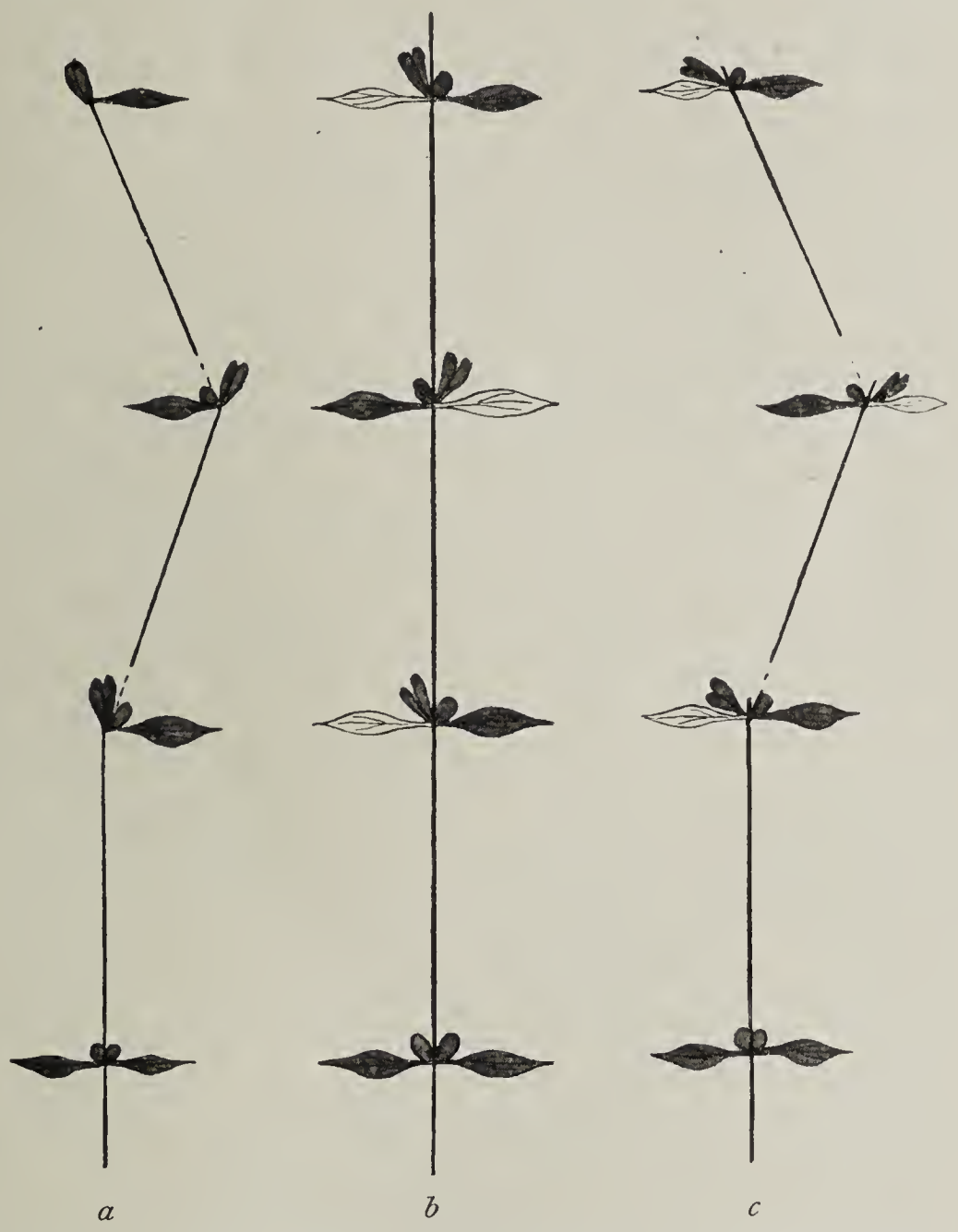



Fig. 5. Interpretation des Aufbaues von Thelygonum. *a* nach Wydler, *b* nach Irmisch, *c* nach Eichler.

Wydler (1851, pag. 438) hegt die Ansicht, daß unten monopodialer, oben sympodialer Wuchs herrsche. Jedes neue Sproßglied des Sympodiums soll Achselprodukt des an seinem Grunde befindlichen Laubblattes sein, seinerseits nur ein Blatt tragen, das zum Tragblatte quer gerichtet ist und schließlich mit einer männlichen Infloreszenz endigen,

die aber durch das neue Sympodialglied zur Seite geschoben wird und daher blattgegenständig erscheint. Die weiblichen Blüten wären demnach unterständige akzessorische Sprosse [Fig. 5*a* [1])].

Irmisch (1856, pag. 869 ff.) macht gegen Wydler geltend, daß nach dieser Auffassung die weiblichen Blüten oben und unten von verschiedenem morphologischem Charakter seien, da sie doch unten als normale Achselsprosse angesehen werden müßten. Er betrachtet den Stengel in seinem ganzen Verlaufe als Monopodium. Seiner Meinung nach sind alle Blätter opponiert; doch ist oben ein Blatt jedes Paares verkümmert, wodurch die $^1/_4$-Spirale zustande kommt. Demgemäß glaubt Irmisch auch alle Blütenstände als Achselprodukte der Blätter deuten zu sollen (Fig. 5*b*). Als Stütze für seine Ansicht gibt er an, daß er zuweilen an den untersten einblätterigen Knoten noch Rudimente des geschwundenen Blattes unter den männlichen Blüten gefunden habe.

Eichler (1878, pag. 96) führt gegen Irmisch aus, daß auch im unteren Teile die weiblichen Blüten tatsächlich oft akzessorischer Natur seien. Er weist auf bestimmte Ausnahmefälle (s. das Diagramm, a. a. O. pag. 97), die dies zeigen, sowie auf die Tatsache hin, daß an den unteren der zweiblätterigen Knoten unterhalb gewöhnlicher Bereicherungszweige zuweilen weibliche Blütenstände auftreten. Dadurch wird nach Eichler der Einwand Irmisch's gegen Wydler's Anschauung stark abgeschwächt und die Vermutung nahe gelegt, daß alle weiblichen Blütensprosse akzessorischen Charakter haben, wie es auch bei Atriplex-Arten (A. litoralis und A. patula. Eichler, a. a. O. pag. 83) vorkommt. Daher neigt Eichler mehr der Wydler'schen Auffassung zu. Doch läßt er die Schraubelglieder nicht in männlichen Infloreszenzen, sondern steril endigen. Die Blütenstände beider Geschlechter sind nach ihm axillären Ursprungs. Die weiblichen Blüten stehen akzessorisch unterhalb des neuen Schraubelzweiges in der Achsel des ausgebildeten Blattes. (Im unteren Teil sind sie an den oberen Knoten nur scheinbar nicht akzessorisch, weil dort die an den unteren Knoten entwickelten Bereicherungszweige ausbleiben.) Die männlichen Blüten stehen über dem zweiten unterdrückten Blatt der Schraubelsprosse (Fig. 5*c*).

Durch die Eichlersche Deutung werden viele Schwierigkeiten behoben. Indessen bringt sie die Nötigung mit sich, eine Drehung der männlichen Sekundanblüten anzunehmen, um die richtige Stellung

---

1) In der schematischen Figur 5 ist auf das Alternieren der zweigliederigen Blattquirle keine Rücksicht genommen, wodurch aber kaum Mißverständnisse entstehen können.

der Perigonteile dieser Blüten herauszubekommen (Eichler, a. a. O. pag. 98). Doch konnte Eichler eine solche Drehung nicht erweisen, und sie findet tatsächlich auch nicht statt. Betonen möchte ich zudem, daß Eichler bei seiner Kritik der Auffassung Irmisch's sich nur auf Vorkommnisse stützt, die bei normaler Entwicklung der Pflanze nicht angetroffen werden.

Nach G. Balicka-Iwanowska (1897) wird „die Achse keineswegs als Scheinachse fortgesetzt, was ja bei einem Sympodium der Fall wäre, sondern ist im Gegenteil theoretisch unbegrenzt und behält ihren Charakter als Abstammungsachse bei". Schuppenartige Rudimente des unterdrückten Vorblattes (Irmisch, Eichler) wurden von ihr nicht bemerkt. Sie glaubt, daß die älteren Beobachter die von ihr zuerst erkannten, oben näher beschriebenen Drüsen als solche an-

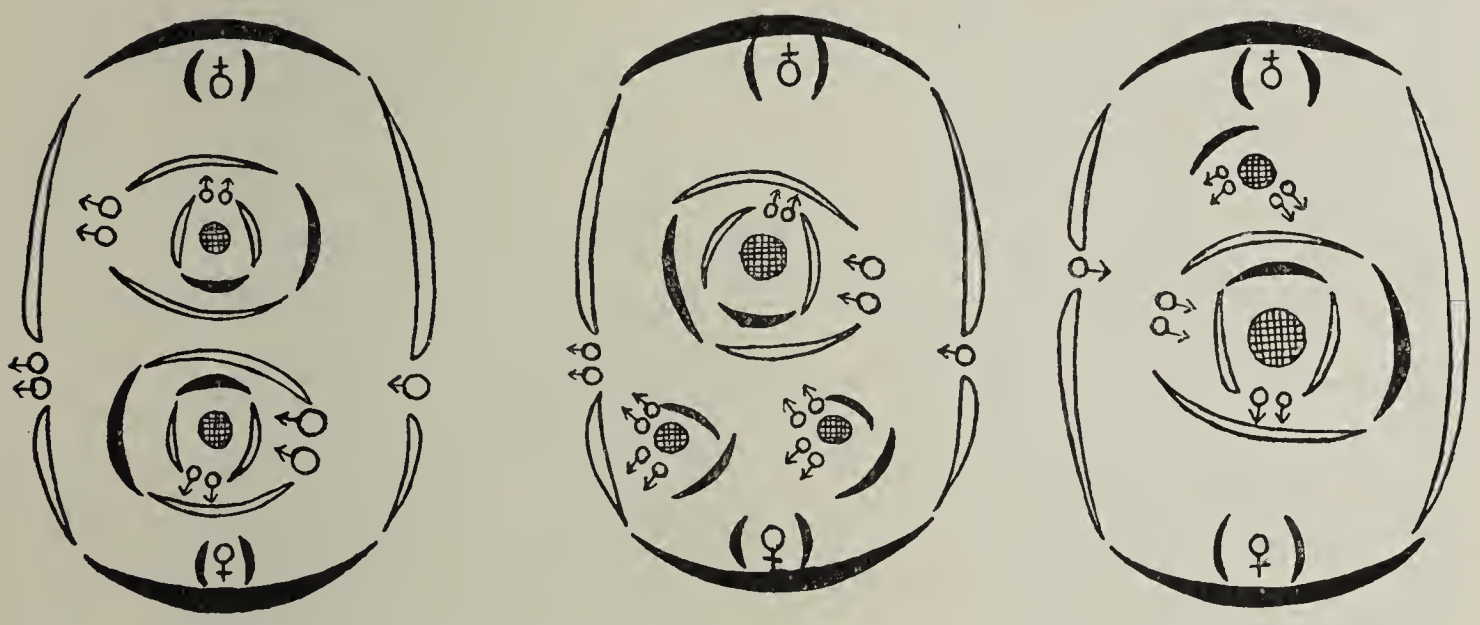


Fig. 6. Diagramme abnormer Pflanzen (nach G. Balicka-Iwanowska).

gesehen hätten. Für ihre Auffassung der Morphologie von Thelygonum sind besonders drei von ihr beobachtete Abnormitäten bestimmend. Statt der Beschreibung gebe ich in der Fig. 6 die Diagramme wieder, aus denen hervorgeht, daß es sich in allen drei Fällen um den Ersatz einer männlichen Blüte durch einen beblätterten Sproß handelt. Die andere Blüte steht in der Mitte des Stengels. Hierauf gestützt schreibt Balicka-Iwanowska: „Die oben geschilderten Fälle verschieben den Schwerpunkt des ganzen Problems und können kaum die Behauptung der erwähnten Autoren[1]) bestätigen. Wir sehen nämlich, daß die Anwesenheit der männlichen Infloreszenzen an zweiblätterigen Knoten keineswegs ein gerade so seltener Fall ist, daß wir sie als Ausnahme bezeichnen könnten. Wir sind also nicht berechtigt, eine allgemeine

1) Wydler, Irmisch, Eichler.

Regel aufzustellen, nach welcher den Blättern die männlichen Blüten stets gegenüberstehen und zwar an den Knoten, wo die letzteren einzelständig sind. Statt dessen kann man feststellen, daß die männlichen Blüten eine konstante Neigung haben, soweit wie möglich vom Blatte oder dem blätterigen Sprosse zu entstehen. Die Diagramme bestätigen dies in genügender Weise, indem sie die männlichen Blüten bis auf die Mitte des Stengels abgelenkt darstellen."

Diesen Ausführungen vermag ich durchaus nicht beizustimmen. Trotz der gegenteiligen Versicherung der Verfasserin sind es lediglich Ausnahmen, die als Grundlage ihrer Schlüsse dienen, Ausnahmen, welche meiner Ansicht nach nur die Regel zu bestätigen imstande sind. Beweis dafür ist die Tatsache, daß mir an der beträchtlichen Menge von Pflanzen, die mir in fixiertem und lebendem Zustande vor Augen gekommen sind, nur wenige Abnormitäten entgegentraten. Nun wissen wir ja, besonders durch die Untersuchungen von Klebs (1903), daß der „normale" Zustand einer Pflanze nur den am häufigsten verwirklichten Fall aus der Fülle der Gestaltungen, deren sie auf Grund ihrer spezifischen Struktur unter dem Einfluß variabler innerer und äußerer Bedingungen fähig ist, darstellt. Daher kann es nicht Wunder nehmen, wenn eine Pflanze von ohnehin geringer morphologischer Konstanz, wie Thelygonum, mancherlei Variationen aufweist, besonders, wenn sie in einem botanischen Garten, fern ihrer Heimat, aufgezogen wird. Doch ist die Zahl dieser Variationen bei Thelygonum nicht so groß, daß nicht der normale Entwicklungsgang mit Sicherheit angegeben werden könnte. Solche Abnormitäten, wie Balicka-Iwanowska sie darstellt, sind sicher selten; ich habe sie nicht beobachten können. Dagegen traf ich wohl oft männliche Blüten an, die soweit verschoben waren, daß sie beinahe interpetiolar standen. Das ist eine auffällige Erscheinung, die aber doch nicht, wie Balicka-Iwanowska will, den Schwerpunkt des Problems ausmachen kann. Es ist zweifellos, daß das Auftreten der männlichen Blüten mit dem Fehlen des Blattes auf derselben Seite des Knotens in irgendeiner Weise verknüpft ist, und dies ist der Punkt, auf den man das Augenmerk zu richten hat. Die logische Zergliederung des in diesem Abschnitte historisch behandelten Problems führt also zu folgenden einer Erklärung bedürftigen Punkten:

1. Wechsel der Blattstellung;
2. Fehlen der männlichen Blüten im unteren Teil der Pflanze;
3. Zusammenhang dieser beiden Erscheinungen.

### b) Eigene Beobachtungen und Bemerkungen.

Es war mein Bestreben, zunächst durch morphologisch-anatomische Untersuchungen der Lösung des Problems der Blatt- und Blütenstellung von Thelygonum näher zu kommen. Zuerst untersuchte ich die Sproßgipfel, sowohl an Totalpräparaten als auch an Längs- und Querschnitten. Auf beide Weisen konnte ich feststellen, daß der Wechsel der Blattstellung an den Vegetationspunkten ganz unvermittelt erfolgt. Gegenüber einer Blattanlage tritt plötzlich das Primordium einer männlichen Infloreszenz auf, während das des dort zu erwartenden Blattes fehlt.

Dieses Ergebnis kann als Beweis gegen die Gültigkeit der mechanischen Theorie der Blattstellung dienen. Es ist gar nicht einzusehen, aus welchen mechanischen Gründen der Übergang aus der opponiert-dekussierten Stellung zur $^1/_4$-Spirale stattfinden sollte. Eine äußere Nötigung hierzu liegt nicht vor. Wie ich eben angab, tritt die neue Lagerung der Anlagen unvermittelt auf; seitliche Verschiebungen finden nicht statt. Machen wir nun die nachher zu begründende Annahme, daß in der Tat ein Tragblatt der männlichen Blüten hypothetisch anzunehmen sei, so ist es klar, daß seine Anlage, wenn sie überhaupt aufträte, durch Druck der benachbarten Anlagen sicher nicht gehemmt werden könnte. Die Druckverhältnisse wären dann ja dieselben wie an den vorhergehenden Knoten. Ja, für dieses hypothetische Blatt wäre sogar noch mehr Raum vorhanden als für das gegenüberstehende ausgebildete, da in seiner Achsel die männlichen Blüten entstehen, deren Anlagen kleiner und an Zahl geringer sind als die der in der Achsel ausgebildeter Blätter stehenden weiblichen Blüten. Besonders aber wäre das der Fall, wenn, wie es oft vorkommt, die untersten einblätterigen Knoten überhaupt keine männlichen Blüten tragen. Bei dem Studium der in Betracht kommenden Literatur fand ich denn auch, daß schon Winkler (1901, pag. 41) bei seiner Polemik gegen die mechanische Blattstellungstheorie auf Thelygonum exemplifiziert und dabei hervorhebt, „daß man hier mit den Raumverhältnissen nichts erklären kann“ [1]).

Nachdem die Untersuchung der Vegetationspunkte für das in Rede stehende Problem keine Aufklärung gebracht hatte, legte ich mir die Frage vor, ob nicht der Gefäßbündelverlauf Fingerzeige zu seiner

---

1) Winkler begeht übrigens den Fehler, den Übergang zur $^1/_4$-Stellung mit dem Beginn der Blütenregion schlechthin zusammenfallen zu lassen. Das läßt sich nur durch die Annahme erklären, daß er nicht ganze normale Pflanzen vor Augen gehabt habe, die im opponiertblätterigen Abschnitt keine weiblichen Blüten entwickelten.

Lösung geben könne. Ich brachte ihn mir zur Anschauung durch graphische Rekonstruktion, die ich nach der Methode von Schaffer (Zeitschr. f. wissensch. Mikr. 1890, Bd. VII, pag. 342) ausführte. Hierbei zeigte sich nun, daß gar keine Anhaltspunkte für die von Wydler und Eichler gemachte Annahme des sympodialen Wuchses im oberen Teil der Pflanze zu finden sind. (Auch G. Balicka-Iwanowska verwirft, wie erwähnt, diese Annahme, allerdings ohne zureichende Begründung). Das spricht gegen die Theorien der beiden genannten Forscher. Doch konnte ich auf diesem Wege auch die Ansicht Irmisch's und Eichler's vom Abortieren je eines Blattes jedes Knotens nicht bestätigen. Es war nicht möglich, Blattspurenreste aufzufinden, die etwa ausgefallene Blätter hätten andeuten können. Ich richtete auch mein Augenmerk darauf, ob nicht die schwach ausgebildeten Gefäßbündel der männlichen Blüte in einem seitlichen Bogen austräten und etwa so verrieten, daß unterhalb dieser Blüten ein Blatt angenommen werden müsse. Aber nichts dergleichen war zu sehen. Die Entwicklungsgeschichte und die innere Morphologie der Pflanze lassen uns also bei der Aufklärung der Blattstellungsverhältnisse im Stich.

Doch stimme ich der Theorie Irmisch's zu, vertrete also die Ansicht, daß durchweg monopodialer Wuchs vorliege und an jedem Knoten ein Blatt abortiert sei. Zu dieser Überzeugung gelangte ich durch Beobachtung einiger Verhältnisse in der äußeren Morphologie von Thelygonum, die bisher allen Untersuchern der Pflanze entgangen sind. Wie oben erwähnt, meint Balicka-Iwanowska, man habe die Kolleteren als Rudimente der unterdrückten Blätter angesehen. Ich glaube aber, daß solche Rudimente sehr wohl gelegentlich zur Beobachtung kommen können, wenn ich selbst sie auch nicht sah. Bei genauer Betrachtung fand ich nämlich folgendes:

Besonders an den Bereicherungszweigen sind die beiden Blätter der bezeichneten Knoten stets ungleich groß. Die Verschiedenheit ist nicht immer gleich stark ausgeprägt, aber immer deutlich zu erkennen. Die Figur 7 zeigt einige solcher Knoten, die nach Entfernung der Stengelspitzen in der Aufsicht photographiert wurden. Die unteren Blätter auf der Figur stehen den oberen an Größe wesentlich nach. Ich bemerke hierbei, daß die Differenz oft noch auffälliger in Erscheinung tritt. Die photographierten Blattpaare stammen von zwei Pflanzen, die zur Zeit der Aufnahme gerade zur Hand waren. An den Seitenzweigen wiesen übrigens auch die Blätter des vorletzten zweiblätterigen Knotens oft einen merklichen Größenunterschied auf. Am Hauptstengel tritt die geschilderte Anisophyllie merkwürdigerweise nur in ganz ge-

ringem Maße auf. Sie ist zwar auch hier manchmal vorhanden, aber so schwach ausgeprägt, daß die Wiedergabe der betreffenden Blattpaare sie kaum würde haben erkennen lassen.

Mit diesen Beobachtungen scheint mir viel gewonnen. Sie zeigen nämlich an, wie der Übergang von der opponierten Blattstellung zur $^1/_4$-Spirale erfolgt. Dieser schien bisher ein ganz plötzlicher, auf keine Weise vermittelter zu sein. Nunmehr ist aber die Vermittlung in der schwächeren Ausbildung je eines Blattes der obersten Paare gefunden. Durch die Feststellung dieses durchaus normalen Verhaltens, das sich an allen mir zur Verfügung stehenden Pflanzen beobachten ließ[1]), wird die Theorie Irmisch's auf eine sichere Basis gestellt. Vielleicht ist es nicht überflüssig, zu bemerken, daß die Anisophyllie der obersten Blattpaare nicht nur anjungen, sondern ebenso an älteren Pflanzen, bei denen die betreffenden Blätter ihre volle Größe erreicht haben, zu beobachten ist, wie die beiden links angebrachten Blattpaare der Fig. 7 beweisen. — Nachdem so der Modus des Blattstellungswechsels aufgeklärt ist, bleibt es nur noch merkwürdig, daß der Übergang so schnell verläuft. Er läßt sich ja nur an einem oder zwei Knoten beobachten und ist am folgenden bereits vollzogen. Hieraus erklärt es sich, warum sich aus Beobachtungen an Vegetationspunkten nichts über ihn erschließen ließ. Man wird aber die Wahrscheinlichkeit nicht von der Hand weisen können, daß gelegentlich der Übergang auch langsamer vor sich gehen kann, so daß an dem Knoten, der

Fig. 7. Anisophyllie bei Thelygonum.

1) Nach brieflicher Mitteilung des Herrn A. Berger-La Mortola, dem ich für seine freundlichen Bemühungen meinen besten Dank abstatte, findet sich die Anisophyllie auch bei allen an der Riviera wachsenden Exemplaren von Thelygonum.

gewöhnlich der erste einblätterige ist, gegenüber dem voll ausgebildeten noch ein sehr kleines Blatt steht, wie Irmisch und Eichler beobachtet haben wollen.

Oben habe ich der Überzeugung Ausdruck verliehen, daß man auf Ausnahmen im morphologischen Verhalten, wenigstens bei Thelygonum, keine sicheren Schlüsse bauen könne. Doch glaube ich als bloße Bestätigung des eben Vertretenen eine Abnormität heranziehen zu dürfen, die mir zweimal begegnete. Die Textfigur 8 sucht einen dieser Fälle wiederzugeben. Die dargestellte Pflanze ist bereits in die zweite Periode eingetreten und zeigt demgemäß an den untersten abgebildeten Knoten, deren Blätter abgeschnitten sind, männliche Blüten. Gegen den Gipfel hin kehrt sie aber an zwei Knoten wieder zu der ursprünglichen opponierten Blattstellung zurück, wobei denn auch nur weibliche Blüten auftreten, bildet jedoch alsbald wieder einblätterige, mit männlichen und weiblichen Blüten besetzte Wirtel. Mit den Interpretationen Wydler's und Eichler's läßt sich das schwerlich in Einklang bringen. Nebenbei lehrt die abgebildete Pflanze, daß tatsächlich das Auftreten der männlichen Blüten mit dem Fehlen des Laubblattes der entsprechenden Seite in Korrelation steht. — Dieselbe Abnormität fand sich an einer Pflanze, deren Stengel ich über dem untersten Blattpaar abgeschnitten hatte. Aus den Blattachseln erwuchsen Seitentriebe, die sich aufrichteten, aber recht klein und schwach blieben. Einer dieser Triebe verhielt sich wie die Pflanze der Fig. 8; nur bildete er an den ersten einblätterigen Knoten keine männlichen Blüten aus.

Fig. 8. Abnorme Pflanze.

Die Frage des Wechsels der Blattstellung, wie er in der Ontogenie der Pflanze zutage tritt, konnte im Vorigen auf Grund von Be-

obachtungen beantwortet werden. Über seine phylogenetische Entstehung lassen sich nur Vermutungen anstellen. Ich weise zunächst darauf hin, daß Thelygonum, ganz abgesehen von der oben erörterten Anisophyllie, überhaupt stark zu ungleicher Ausbildung paariger Organe neigt. Die Nebenblätter sind stets verschieden groß und auch die Vorblätter der weiblichen Blüten sind fast immer ungleich ausgebildet. An dem ersten der in Fig. 7 dargestellten Stengelknoten ist ihr Größenunterschied z. B. sehr deutlich zu erkennen. Ferner machte ich die Beobachtung, daß auch die am selben Knoten entspringenden Bereicherungszweige stets mehr oder weniger ungleiche Förderung erfahren. Berücksichtigt man diese Tatsachen, so darf man die Annahme wohl als wahrscheinlich ansehen, daß Thelygonum in früheren Epochen durchweg zweiblätterige Knoten besessen, dann aber eine Jugend- und eine Folgeform ausgebildet habe, welch letztere durch eine Periode der Anisophyllie hindurch zur Einblätterigkeit der Knoten und $^1/_4$-Stellung der Blätter übergegangen sei, wobei die männlichen Blüten in der Achsel des verkümmernden Blattes ihre Stellung gefunden hätten. Daß die Blattstellung bei Jugend- und Folgeformen oft verschieden sind, ist bekannt (vgl. Diels, 1906, pag. 99). Mit der Fixierung der männlichen Blüten in den Achseln der weniger geförderten bzw. verkümmerten Blätter steht Thelygonum auch nicht allein. Es gibt wenigstens Pflanzen, die sozusagen Übergangsstadien in dem hier für die Folgeform von Thelygonum postulierten Prozeß darstellen. So stehen z. B. nach Goebel (1910, p. 701) bei der anisophyllen Gattung Procris die männlichen Infloreszenzen in den Achseln der kleinen, die weiblichen in denen der großen Blätter. Dazu bemerkt Goebel: „Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die verschiedene Blattgröße bedingt ist durch Ernährungsdifferenzen. Die kleineren stehen auf der schlechter, die größeren auf der besser ernährten Sproßseite. Demzufolge stehen also auch die männlichen Infloreszenzen an Stellen, wo sie weniger gut ernährt sind, als die weiblichen. Bei diesen wird außerdem die Assimilationstätigkeit des großen Blattes, in dessen Achsel sie stehen, den heranreifenden Früchten zugute kommen können." So würde denn auch die Stellung der männlichen Blüten bei Thelygonum nach dem im vorigen Abschnitt über den Dimorphismus der Blüten Gesagten verständlich erscheinen.

Schwierigkeiten bereitet der eben gemachten Annahme über die im Laufe der Phylogenie eingetretene Änderung der morphologischen Erscheinung noch der Umstand, daß im unteren mit zweiblätterigen Knoten ausgestatteten Abschnitt der Pflanze die männlichen Blüten

fehlen. Damit gelangen wir zu den beiden letzten der am Ende des vorigen Abschnitts formulierten Probleme. Bei Thelygonum liegt der Fall vor, daß schon die Jugendform zur Geschlechtsreife kommt, aber nur weibliche Blüten bildet. Daß die Geschlechtsreife schon in der Jugendperiode eintritt, ist an sich wohl verständlich, da sie ja verhältnismäßig lange dauert. Es ist ferner zu bedenken, daß Thelygonum als monöcische Pflanze die Anlagen (Potenzen) für männliche und weibliche Blüten, und zwar in „entfaltbarem Zustande", enthält. Bei solchen Pflanzen ist es aber leicht, durch äußere Einflüsse die einen Anlagen zu fördern, die anderen zu hemmen (vgl. Correns 1907, pag. 51, und die dort angeführte Literatur). So wäre es denn möglich, daß die unbekannten Einflüsse, die die Blattstellungsänderung bewirkten und natürlich auch auf die Jugendzustände der Pflanze einwirkten, an diesen die männlichen Anlagen hemmten, die weiblichen dagegen förderten. Wollte man eine Vermutung äußern, welcher Art diese Einflüsse gewesen seien, so möchte man am ersten an Beleuchtungsänderungen zu denken haben, deren Einfluß auf die Geschlechtsform von Correns (1907, pag. 124) gezeigt wurde und die wohl auch den Anstoß zu Variationen, die zu Anisophyllie führen, geben könnten.

Wenn ich im letzten Teile dieses Abschnittes versuchte, die Entstehung des Blattstellungswechsels, der, wie nachgewiesen, durch Abort je eines Blattes jedes Knotens sich vollzieht, sowie das Fehlen der männlichen Blüten im unteren Teil der Pflanze und die Korrelation, die zwischen beiden Erscheinungen obwaltet, phylogenetisch zu begreifen, so bin ich mir klar darüber, daß dieser Versuch eine Konstruktion darstellt, die natürlich nur solange Wert behalten kann, als noch keine empirisch gewonnenen Tatsachen vorliegen, die eine besser begründete Erklärung ermöglichen.

## IV. Die männlichen Blüten.

Bei der Untersuchung von Sproßscheiteln der Pflanze nimmt man die jüngsten Anlagen der männlichen Blütenstände als stumpfe Höcker wahr, die einer Blattanlage gegenüberstehen. Sie teilen sich in der Regel bald in zwei Blütenanlagen, die nicht von ganz gleicher Größe sind. Die größere Anlage, die dem zum selben Knoten gehörigen Blatt ziemlich genau gegenübersteht, eilt in der Entwicklung der kleineren, die zur Seite gerückt erscheint (vgl. das Diagramm bei Eichler, 1878, pag. 93), voraus. Dies kommt auf Querschnitten durch Gipfelknospen deutlich zum Ausdruck, nicht nur in der Größe der beiden zusammengehörigen Blüten, sondern mehr noch in den Ent-

wicklungsstadien, die ihre Pollenmutterzellen erreicht haben. Sind dieselben z. B. in der jüngeren Blüte noch im Ruhestadium, so findet man in der älteren Synapsisbilder oder gar Spiremkerne. So stehen sich oft auch gegenüber Meta- bis Telophasen der ersten Reifeteilung in den jüngeren Blüten und ausgebildete Tetraden in den älteren, einzellige Pollenkörner in ersteren und zweizellige in letzteren.

Die erst rundlichen Blütenanlagen werden oben flach (Fig. 9 *a*), und bald sieht man auf Längsschnitten seitlich kleine Zipfel auftreten, die das Perianthium darstellen (Fig. 9 *b*). Dieses spaltet sich meist in zwei, selten drei Blätter, die oben zusammenneigen und verwachsen, so die Blüte vollkommen schließend (vgl. 9 *c*). Man sieht nun innerhalb dieser Hülle je nach der Zahl der Perianthblätter zwei oder drei Vorwölbungen auftreten. In der Aufsicht von oben repräsentieren sie sich als Wülste (vgl. die Abb. bei Balicka-Iwanowska, 1897, pag. 359). Sie sind den Perigonblättern superponiert. Aus diesen Vorwölbungen erheben sich nun die Staubblätter, deren Zahl außerordentlich (nach meinen Beobachtungen zwischen 6 und 28) schwankt. Meist entwickelt sich auf jedem Höcker zunächst eins (Fig. 9 *d*), also dann, wenn drei Perigonblätter vorhanden sind, gleichzeitig drei (Fig. 9 *e*). Die anderen folgen aber rasch nach. Eine bestimmte Reihenfolge wird dabei nicht eingehalten. Meist bilden sie sich in Gruppen zu zweien oder mehreren, deren Filamente alsdann miteinander verwachsen sind und sich erst spät voneinander lösen. Das geschilderte Verhalten ist von Interesse, weil angenommen werden darf, daß die zuerst auftretenden Höcker die in der Zahl den Perigonblättern entsprechenden, ihnen superponierten ursprünglichen Staubblätter seien, aus denen durch Spaltung erst die vielen vorhandenen Staubblätter entstehen.

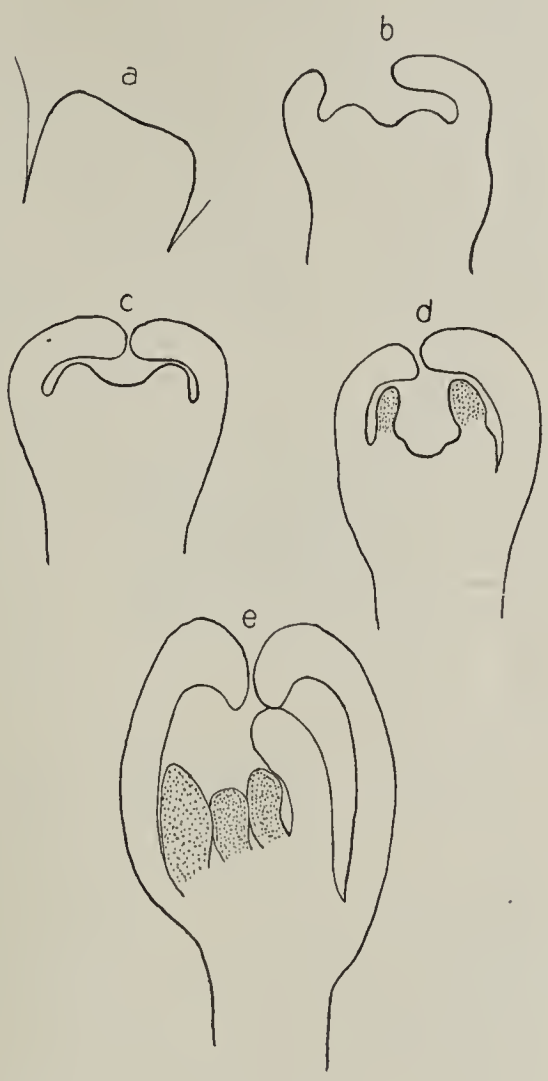



Fig. 9. Entwicklung der männlichen Blüten (nach Photographie).

Die weitere Entwicklung der Staubblätter geht in der für Angiospermen typischen Weise vor sich. Die Filamente sind lang und dünn. Die langgestreckten und linealischen Antheren besitzen vier Lokula-

mente und sind, wie Poulsen (1893) richtig angibt, intrors (G. Balicka-Iwanowska behauptet irrtümlich das Gegenteil). Sie sind auf der Rückenseite, nahe dem unteren Ende, an den Filamenten befestigt, übrigens zuerst unterhalb dieser Stelle mit ihnen auch verwachsen. Rudimente des anderen Geschlechts habe ich, gleich den älteren Beobachtern, in den Blüten nicht wahrgenommen.

Während der heterotypischen Teilungen in den Pollenmutterzellen tritt die bekannte Erscheinung auf, daß die Tapetenzellen sich dunkler färben, als das benachbarte Gewebe. Sie trennen sich, wie bei anderen Pflanzen, ungefähr dann, wenn die Pollenmutterzellen das Synapsisstadium erreicht haben. Zuweilen kommt es vor, daß sie länger, bis zum Schluß der Pollenkornentwicklung, zusammenhaften. Dann aber sind auch die Pollenkörner, offenbar infolge mangelhafter Ernährung, kümmerlich entwickelt und wohl auch physiologisch geschädigt. Bei Thelygonum weisen die Tapetenzellen niemals mehrere Kerne auf, wie es doch bei den meisten Pflanzen vorkommt (Strasburger 1909, pag. 52). In dieser Hinsicht stimmt die Pflanze also z. B. mit Helleborus (Bonnet 1911) und Mercurialis (Strasburger 1909, b) überein. Das Endothecium weist verhältnismäßig spät, aber dann in ausgeprägter Weise, die U-förmigen Verdickungen auf, die den Öffnungsmechanismus der Antheren darstellen, während gleichzeitig die Zellen des Exotheciums eine papillenartige Ausgestaltung erfahren. Die Öffnung der Antheren erfolgt in einem seitlichen Längsspalt.

Erst nach völliger Reife der Pollenkörner trennen sich die farblosen und häutigen Perigonblätter und rollen sich nach oben und unten spiralig zusammen, wodurch die Antheren dem Winde, der die Übertragung des Pollens vollzieht, frei ausgesetzt werden. Nach Ausstäubung des Pollens fallen die zarten und trockenen männlichen Blüten schnell ab. Am Grunde der kurzen Blütenstiele findet sich eine deutlich erkennbare Abgliederungsstelle, wo die Loslösung erfolgt.

## V. Die Entwicklung des Pollens.

### a) Zur Bildung der einkernigen Pollenkörner.

Es kann nicht im Plane dieser Arbeit liegen, die Reifeteilungen der Pollenmutterzellen, insbesondere die Prophasen der ersten, eingehend zu schildern. Dies würde zur ausführlichen Behandlung des Reduktionsproblems zwingen, somit zu sehr allgemeinen Betrachtungen führen, bei denen das eigentliche Objekt dieser Abhandlung ganz in den Hintergrund treten müßte. Daher begnüge ich mich damit, hier nur

einige aphoristische Bemerkungen zu den betreffenden Vorgängen zu machen.

Über die Prophasen der ersten Reifeteilung möchte ich an dieser Stelle nur angeben, daß ihr Studium mich dazu bestimmte, wenigstens für die vorliegende Pflanze die Junktionstheorie anzunehmen. Durch Konjugation je zweier Chromatinfäden, die somatische Chromosomen repräsentieren und darauffolgende Verkürzung dieser Paare, entstehen die Gemini der Diakinese. Dieses letztere Stadium wird gewöhnlich als dasjenige bezeichnet, welches zur Abzählung der Chromosomen am geeignetsten sei. Das ist insofern richtig, als sich die Chromosomen sonst nie so weit voneinanderliegend dem Beobachter darstellen. An Diakinesekernen stellte ich fest, daß Thelygonum im Haploid 10 Chromosomen aufweist (Fig. 10*a*). Bei diesen Zählungen muß man aber bedenken, daß Strasburger verschiedentlich (1904, Fig. 4; 1909, pag. 73, Taf. III, Fig. 69; 1910, pag. 246, Taf. VII, Fig. 6; vgl. auch

*a* *b* *c*

Fig. 10. Stadien der ersten Reifeteilung in Pollenmutterzellen. *a* Diakinese, *b* Anaphase, *c* Telophase.

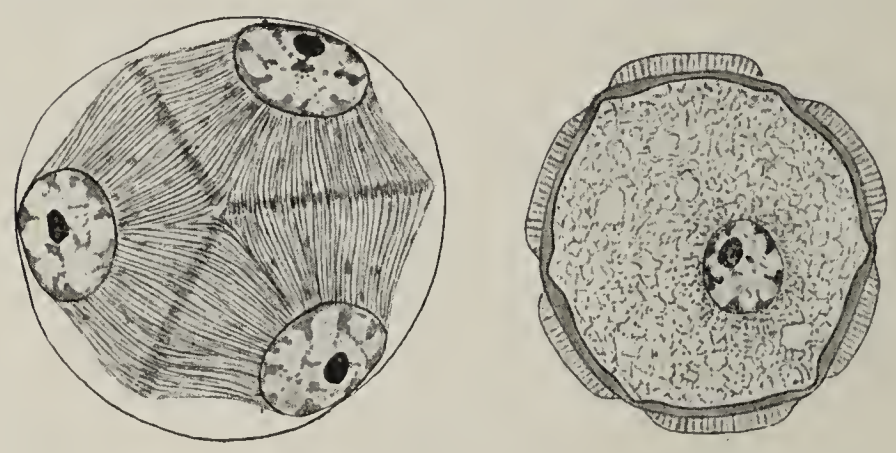
K. Miyake 1905, pag. 98ff., Taf. III, Fig. 29—32) gezeigt hat, daß die Geminihälften sich völlig trennen können, was z. B. auch Stomps (1910, Taf. I, Fig. 6; Taf. II, Fig. 16) bei Spinacia fand. In solchen Fällen ist die Gefahr vorhanden, daß einzelne Chromosomen doppelt gezählt werden. Weit sicherer ist daher eine Zählung in der Anaphase der ersten Teilung oder auf irgendeinem geeigneten Stadium der folgenden haploiden Teilungen. Fig. 10*b* stellt die Chromosomen auf ihrem Wege zum Pole, und zwar in der Polansicht, dar. Sie bestätigt die an diakinetischen Kernen gefundene Chromosomenzahl.

Die Spindel der ersten Reifeteilung läuft in eine dünne, manchmal leicht gebogene Spitze aus, die sich jederseits bis in die Hautschicht der Pollenmutterzelle hinein erstreckt. Die Chromosomen werden von den Spindelfasern an ihren freien Enden erfaßt und so in der Anaphase voneinander getrennt. Während der Wanderung der Chromosomen nach den Polen läßt sich noch nichts von der Längsspaltung

der Chromosomen, die bekanntlich bei anderen Objekten in der Anaphase schon eingetreten ist, bemerken. Sie vollzieht sich bei Thelygonum am Anfang der Telophasen, wenn die Chromosomen an den Polenden nahe beisammen rücken. Zu dieser Zeit sind die extranukleären Nukleolen besonders groß und deutlich (Fig. 10*c*).

Der Abschluß der ersten Reifeteilung bringt bei Thelygonum, wie überhaupt bei den Dicotylen, keine Zellwandbildung mit sich. Die zweite Teilung scheint sehr schnell auf sie zu folgen. Fig. 11*a* zeigt die schon gebildeten Tochterkerne und die simultane Zellteilung, wodurch die Tetraden entstehen. In dem Kern der jungen Pollenzellen ist die Lagerung der Chromosomen noch längere Zeit an Chromatinansammlungen zu erkennen.

Die fertigen einkernigen Pollenkörner sind kugelförmig und haben, wie es bei Windblütern zu sein pflegt, eine völlig glatte Wandung. Auf einem größten Kugelkreise bemerkt man bei Totalbetrachtung sechs kreisrunde Poren in der Exine, deren stäbchenförmiger Bau in der Aufsicht von oben her ein körniges Aussehen des Pollenkorns veranlaßt. Trifft der Schnitt durch ein solches die erwähnten Poren, so hat man das Bild der Fig. 11*b* vor sich. Es zeigt sich da, daß das Pollenkorn von einer verhältnismäßig dicken, strukturlosen Intine umgeben wird. An den Poren wölbt sich diese vor, ist dort manchmal auch ein wenig dünner. Die Exine verdünnt sich in der Umgebung schnell und läßt die Poren ganz frei, wie sich nach Behandlung der Pollenkörner mit verdünnter Schwefelsäure konstatieren ließ. Es handelt sich also bei den betreffenden Stellen nach der Terminologie H. Fischer's (1890) um Keimporen. — Mit der Ausbildung der beschriebenen Wandstruktur haben die Pollenkörner ihre definitive Gestalt und Größe gewonnen.



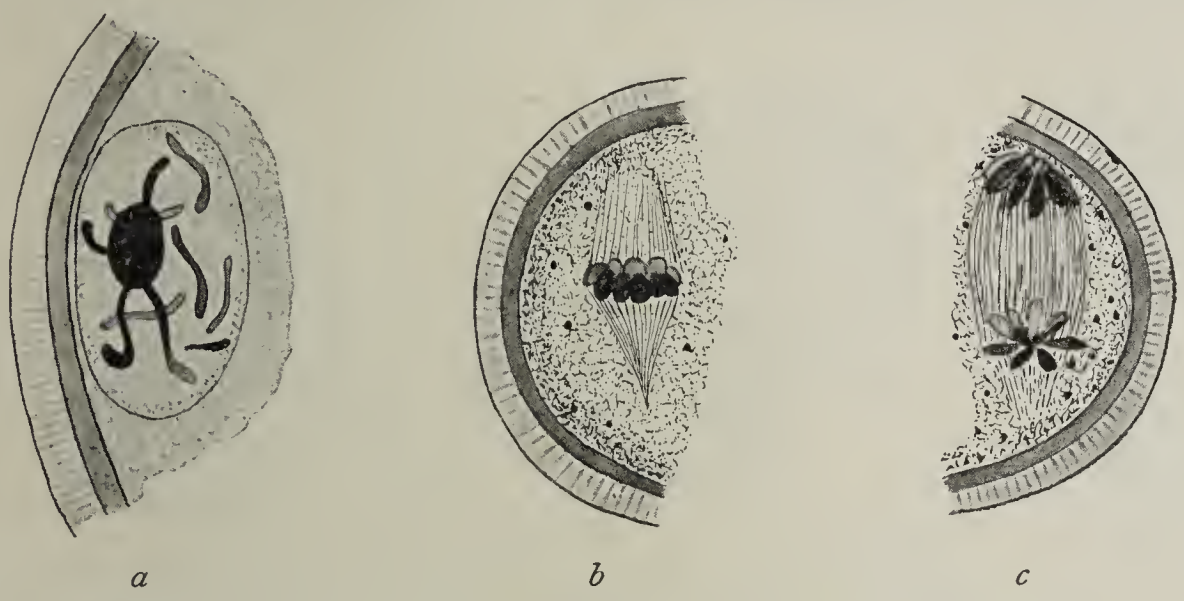
*a* *b*

Fig. 11. *a* Tetradenbildung. *b* Einzelliges Pollenkorn.

### b) Die Bildung der generativen Zelle.

Bald nachdem die Pollenkörner die Ausbildung ihrer Wandschichten vollendet haben, beginnen die Vorgänge, welche zur Entstehung

der generativen Zelle führen. Der Kern fängt an, sich der Pollenwand zu nähern. Nachdem er sie erreicht hat, tritt er in die Prophase der Teilung ein. In dem Stadium der vollendeten Chromosomenbildung (Fig. 12*a*) läßt sich leicht die haploide Chromosomenzahl feststellen. Über die Stellung der Spindel, welche nunmehr ausgebildet wird, liegen in der Literatur verschiedene Angaben vor. Strasburger (1908, pag. 523 ff.) stellte für Lilium-Arten fest, daß die Spindel senkrecht zur Oberfläche des Pollenkorns eingestellt wird. Auch bei Myricaria (Frisendahl 1912, Fig. 38—42 Tafel I) ist die Stellung der Spindel so. Hier steht sie in Beziehung zu der Form der Pollenkörner, die mit drei Kappen ausgestattet sind, deren eine stets die generative Zelle aufnimmt. Lagerberg (1909 pag. 47) fand bei Adoxa keine „besondere Orientierung dieser Spindel im Verhältnis zur Form des Pollenkorns.



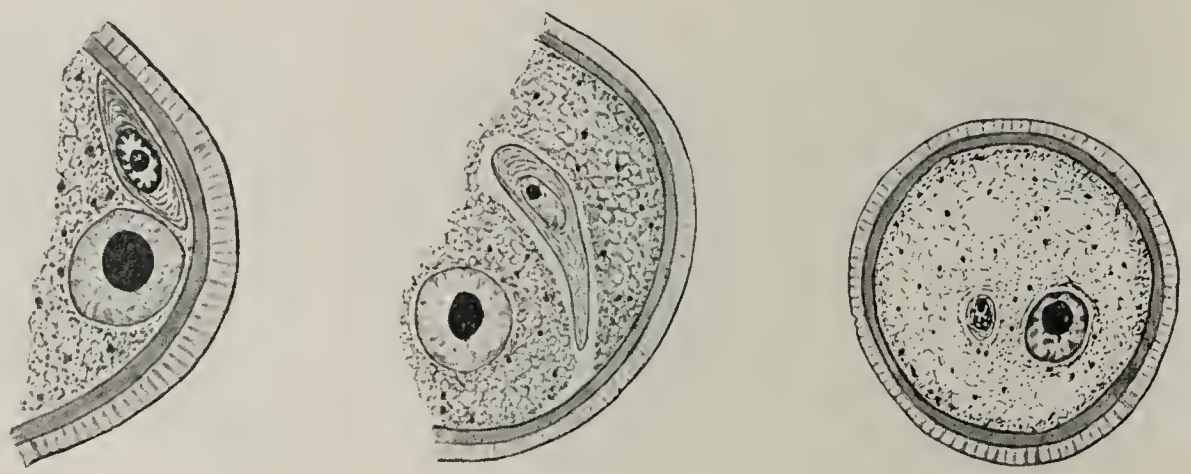
*a* *b* *c*

Fig. 12. Haploide Teilung im Pollenkorn. *a* Prophase, *b* Spindel, *c* Telophase.

Bei Thelygonum konnte ich feststellen, daß die Spindel stets ziemlich dicht an der Wand angelegt wird, so, daß die Äquatorialplatte etwa in der Ebene eines größten Kugelkreises liegt (Fig. 12 *b*). In dieser Lage verharrt sie während der ganzen Teilung. Die Spindel ist nach Strasburger (a. a. O.) an dem der Wandung zugekehrten Pol breit und oft mit Faserbündeln an der Hautschicht befestigt, dagegen nach Lagerberg von dem gewöhnlichen Typus. Für die hier besprochene Pflanze liegen die Verhältnisse so, daß die Spindel an der einen Seite ziemlich breit an der Hautschicht befestigt ist, während das andere Ende, spitz und scharf, zunächst frei im Plasma endet. Dies scheint sich jedoch im Laufe der Teilung zu ändern. In Fig. 12 *c*, die eine Telophase derselben darstellt, liegt der eine Chromosomenkomplex, wohl der zur Bildung des generativen Kerns bestimmte, der Pollenwand dicht an; der andere hat sich ihr nicht so weit genähert. Die zugehörige,

noch nicht ganz rückgebildete Spindelspitze reicht aber bis in die Hautschicht der Zelle hinein, ist also gegen früher verlängert. Ich kann nicht bestimmt sagen, ob sich die Spitze dabei in einzelne Fasern oder Faserbündel auflöst, wenngleich mir dies wahrscheinlich ist, da es bei sehr vielen Pflanzen eintritt (vgl. Frisendahl 1912, pag. 27; Friemann 1910 und Wefelscheid 1911).

Die weiteren Vorgänge verlaufen in der von Strasburger (a. a. O.) geschilderten Weise und resultieren in der Bildung eines vegetativen Kerns und einer kleinen, linsenförmigen generativen Zelle, die entsprechend ihrer Entstehung zunächst der Pollenwand dicht anliegt, und zwar in unmittelbarer Nähe des vegetativen Kerns, der sie an Größe übertrifft (Fig. 13 *a*). Bald tritt sie ihre Wanderung ins Innere des Pollenkorns an (Fig. 13 *b*), wobei sie sich streckt, aber doch nicht so große Gestaltsveränderungen durchmacht, wie sie von anderen



*a* *b* *c*

Fig. 13. *a* Generative Zelle; *b* Wanderung derselben; *c* zweizelliges Pollenkorn.

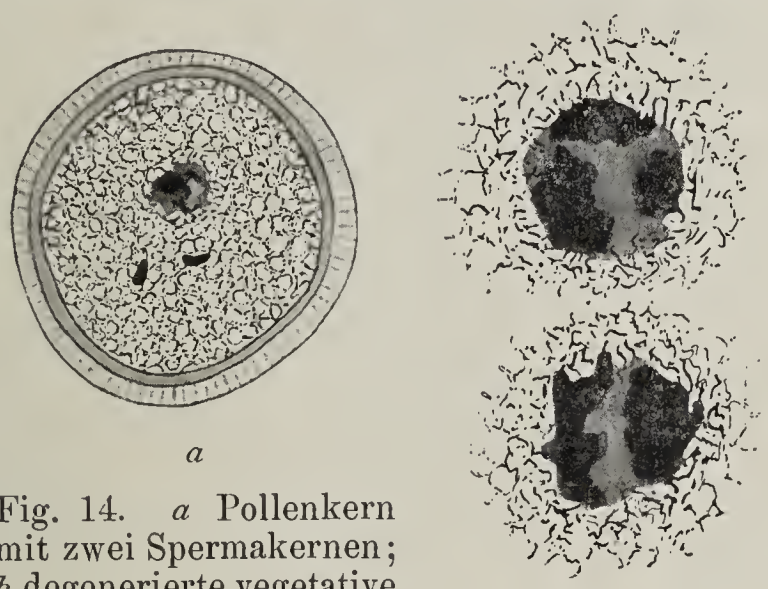
Objekten bekannt sind (vgl. Strasburger 1908, Tafel II, Fig. 26, 27). Ist die generative Zelle am Ziel ihrer Wanderung angelangt, so rundet sie sich allmählich ab. Ihr Aussehen zeigt Fig. 13 *c*, die ein fertiges zweizelliges Pollenkorn darstellt.

### c) Weitere Vorgänge im Pollenkorn.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, war der Einfluß der Carnoyschen Fixierungsflüssigkeit auf die Pollenkörner höchst ungünstig, insofern als diese oft zusammengedrückt erschienen. Es fiel mir auf, daß in manchen Antheren die Pollenkörner ihre Kugelgestalt alle beibehielten. Genauere Betrachtung zeigte, daß es sich um ältere Antheren handelte. Die Anwendung verschiedener Reagentien auf Pollenkörner lebender und frisch fixierter Pflanzen belehrte mich darüber, daß diese älteren Pollenkörner mit Stärke vollgepfropft sind.

Dadurch erklärt sich wohl ihre größere Resistenz, wie auch die Netzstruktur des Plasmas in geschnittenen und gefärbten Pollenkörnern (Fig. 14 *a*). Bei jüngeren Körnern, die noch keine generative Zelle führten, versagte der Stärkenachweis. Die mit Stärke erfüllten waren alle bereits zweizellig, die überwiegende Mehrzahl von ihnen führte sogar drei Kerne. Es scheint danach, als ob die Stärkebildung am Ende des Zweizellenstadiums, und zwar ziemlich plötzlich, stattfände.

Thelygonum Cynocrambe bildet, wie aus der eben bereits erwähnten Dreikernigkeit der Pollenkörner hervorgeht, meist schon im Pollenkorn die Spermakerne aus. Dieses Verhalten ist nicht besonders auffallend, da es sich auch bei vielen anderen Gewächsen findet. (Vgl. Coulter and Chamberlain 1903, Strasburger 1908). Bei manchen Pflanzen, wie z. B. Lilium (Strasburger 1908) und Myricaria germanica (Frisendahl 1912) entstehen die Spermakerne manchmal im Pollenschlauch, oft aber auch schon im Pollenkorn. Ihnen läßt sich Thelygonum Cynocrambe anschließen. Wenn aber Balicka-Iwanowska (1897) angibt, daß nur manche Pollenkörner „zwei generative Kerne“ aufweisen, so ist dies dahin zu berichtigen, daß fast alle Pollenkörner sich so verhalten und das Gegenteil eine Ausnahme ist. Es gilt nur, die ältesten Antheren aufzusuchen.



*a* *b*

Fig. 14. *a* Pollenkern mit zwei Spermakernen; *b* degenerierte vegetative Pollenkerne.

Frisendahl (1912, pag. 45) hat die Bemerkung gemacht, daß individualisierte Spermazellen sich „wenigstens im großen und ganzen bei Gattungen finden, bei denen die beiden Spermazellen schon im Pollenkorn ausgebildet sind“. Er glaubt dies nicht dem Zufall zuschreiben zu können und sagt zur Erklärung: „Hier kann die Teilung der generativen Zelle sich unter günstigeren Umständen als im Plasmastrome des Pollenschlauches vollziehen und abgegrenzten Spermazellen den Ursprung geben, die als solche bis in den Embryosack hinein auftreten können“, während „diese Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch nicht zur Bildung von Tochterzellen, sondern nur von nackten Kernen führen kann“. Bei Myricaria fand Frisendahl sowohl nackte Spermakerne, als auch ganze Spermazellen. Gemäß seiner Ansicht bringt er jene mit einer Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch, diese mit einer solchen im Pollenkorn in Verbindung. Ich

glaube nicht, daß diese Hypothese sich wird aufrecht erhalten lassen. Frisendahl selbst (1912, pag. 46) führt nach Strasburger (1908, pag. 517) verschiedene Pflanzen (z. B. Naias, Alisma, Sagittaria, Silphium) an, die sich ihr nicht fügen wollen. Nunmehr kann ich ihnen Thelygonum Cynocrambe anreihen. Hier läßt die generative Zelle auch dann noch, wenn sie nach dem Eindringen ins Plasma der vegetativen Pollenzelle eine rundliche Form angenommen hat, deutlich ihr eigenes Plasma erkennen (Fig. 12*c*). Nach der Teilung, die ich wegen der geringen Größe der Elemente nicht weiter verfolgt habe, ändert sich das aber. Stets fand ich die beiden Spermakerne nackt und jeglicher sichtbaren Plasmahülle ermangelnd (Fig. 14*a*). Es sei ferner schon hier bemerkt, daß bei Thelygonum auch im Pollenschlauch und im Embryosack nur nackte Spermakerne angetroffen werden.

Einige Bemerkungen möchte ich noch dem vegetativen Kern der Pollenkörner widmen. Nach der Teilung der generativen Zelle gibt er meist allmählich seine runde Form auf. Der Rand ist zunächst unregelmäßig gezackt oder nur noch undeutlich abgegrenzt. Die Desorganisation schreitet bald weiter fort und führt oft zum Zerfall in Brocken (Fig. 14*a*, *b*). Ähnliches ist schon häufig in der Literatur beschrieben worden (Smith 1898; Strasburger 1908, pag. 544; 1910, b, pag. 456; Murbeck 1902; Shattuck 1905; Frisendahl 1912). Bei manchen Pollenkörnern scheint das Degenerieren des vegetativen Kerns bis zum völligen Verschwinden des Kerns fortzuschreiten. Mir begegneten wenigstens solche, die keine vegetativen Kerne mehr aufwiesen.

## VI. Die weiblichen Blüten.

Neben der merkwürdigen Stellung der männlichen Infloreszenz hat besonders der eigenartige Bau der weiblichen Blüten von Thelygonum Aufmerksamkeit erregt. Sie stehen in kleinen, meist dreiblütigen dichasialen Gruppen in den Blattachseln zwischen zwei kleinlaubigen Vorblättern, die oft von ungleicher Größe sind, übrigens bei den Blüten höherer Ordnung bis zum Verschwinden reduziert erscheinen.

Die ersten Anlagen der weiblichen Blüten treten als rundliche Höcker in den Blattachseln auf. Bald platten sie sich oben ab, da die Ränder stärker wachsen. Durch dieses schnellere seitliche Wachstum kommt eine ringförmige Erhebung zustande (Fig. 15*a*). Durch weiteres Randwachstum entsteht schließlich ein Becher (Fig. 15*b*), der das Perigon darstellt. Dieses gliedert später an seinem oberen Rande zwei, seltener drei bis vier Zähnchen oder Läppchen aus, behält aber im

übrigen, im Gegensatz zu den männlichen Blüten, die Form einer Röhre bei. Im Innern der eben geformten Perigonröhre bildet sich etwas oberhalb des Röhrengrundes ein Höcker, der sich infolge stark einseitigen Wachstums einem gleichzeitig am Blütenboden entstehenden überlagert (Fig. 15 *c*). Der erste repräsentiert die Anlage des einzigen Fruchtblattes, der zweite untere die der einzigen Samenanlage. Das Fruchtblatt bildet in schnellem Wachstum den Griffel aus, der in die Perigonröhre hineinwächst. Diese wird durch das Wachstum des Fruchtblattes, der Samenanlage und des ganzen Blütengrundes in die Höhe geschoben (Fig. 15 *d*). Da das Fruchtblatt aber zunächst schneller wächst und das ihm aufsitzende

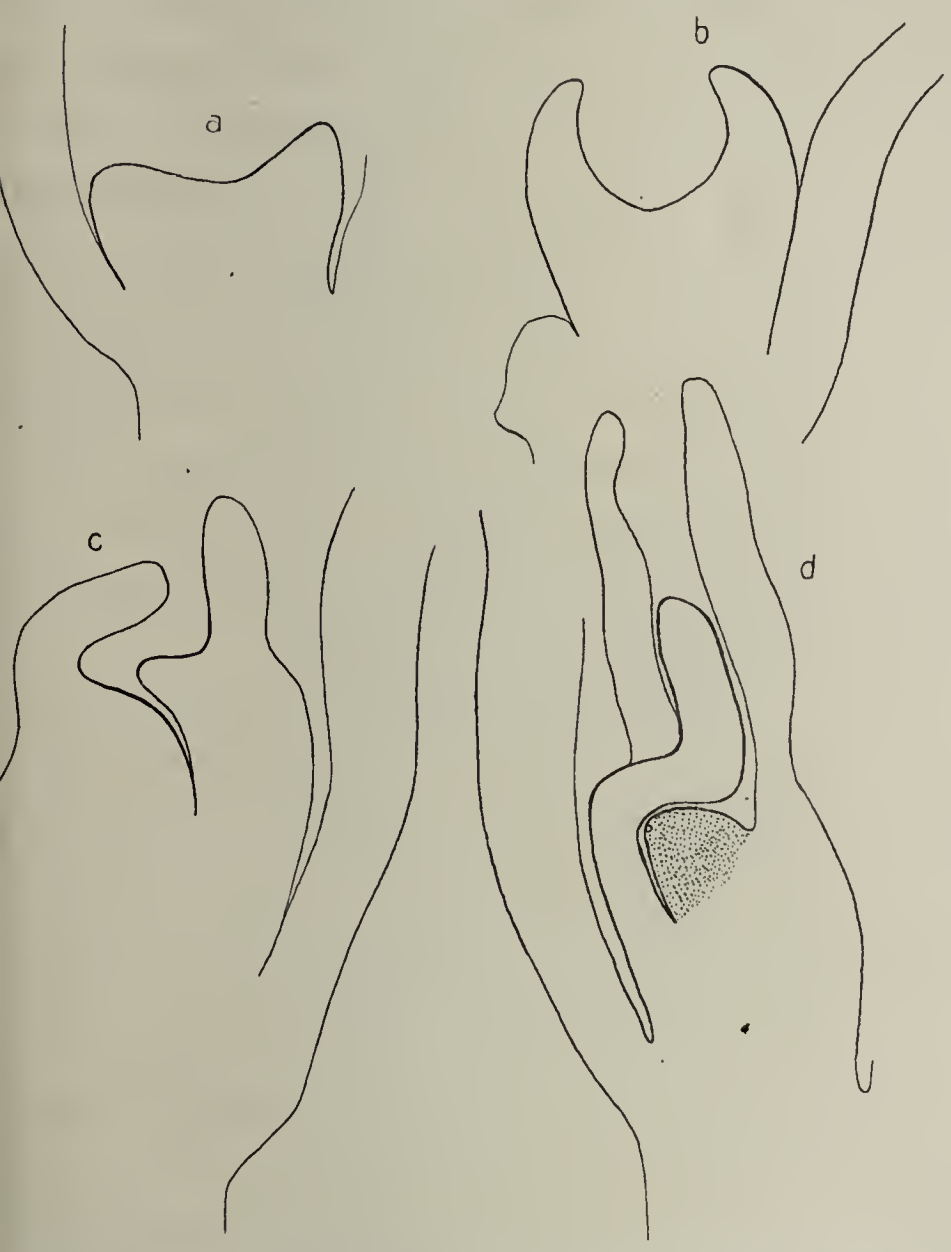



Fig. 15. Entwicklung der weiblichen Blüten (nach Photographien).

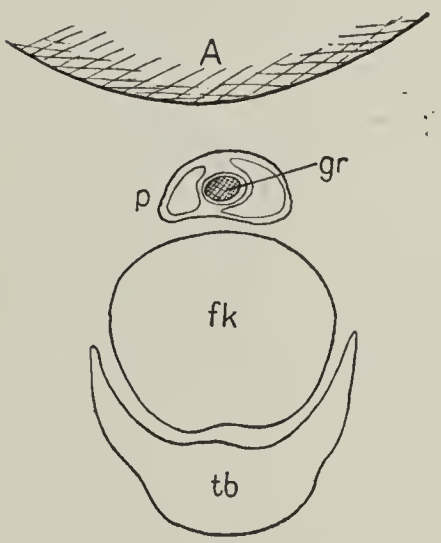



Fig. 16. Querschnitt durch eine weibliche Blüte (nach Photographie). *A* Achse, *tb* Tragblatt, *fk* Fruchtknoten, *gr* Griffel, *p* Perigon.

Perigon mitnimmt, kommt gleichzeitig eine starke seitliche Verlagerung des Perigons zustande, die bereits in der kleinen Blüte der Fig. 15 *d* deutlich zum Ausdruck kommt. Die seitliche Verschiebung prägt sich immer mehr aus, da nunmehr das Ovulum ein einseitiges Wachstum beginnt. Es wendet sich dem Tragblatt der Blüte zu (Fig. 15 *d*) und weitet in dieser Richtung die Wölbung des Fruchtblattes aus. So kommt es, daß schließlich Perigonröhre und Griffel fast am Grunde der Blüte und zwar an der der Abstammungsachse zugekehrten Seite

zu entspringen scheinen. Die Fig. 16 stellt einen Schnitt durch Perigon und Griffel, Blüte und Tragblatt dar, der über die gegenseitige Stellung dieser Teile orientiert.

Wenn der Embryosack, über dessen Entwicklung der folgende Abschnitt näher berichten soll, ausgebildet ist, hat die Samenanlage durch ihr einseitiges Wachstum bereits eine anatrope Drehung erfahren, die die Mikropyle nach unten wendet. Der Embryosack liegt dann etwa wagerecht. Später ist aber die Wendung so stark, daß das Mikropylenende neben der Chalaza liegt und der Embryosack, der nunmehr ebenfalls etwas gekrümmt ist, seine Spitze nach unten kehrt. Die somit kampylotrope Drehung erfolgt aber nicht einfach in der durch den Griffel gehenden Symmetrieebene der Blüte. Auf Schnitten, die den Griffel seiner ganzen Länge nach treffen, sieht man nämlich den Embryosack meist schräg durchschnitten. Die Krümmung führt also seitlich aus der Symmetrieebene heraus, ist eine Raumkurve.

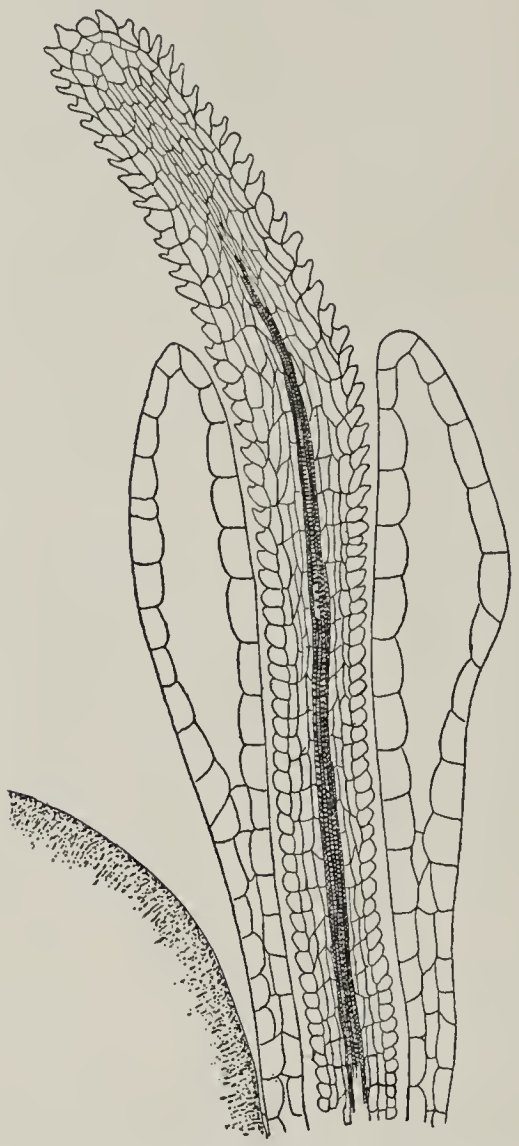


Fig. 17. Längsschnitt durch den Griffel (nach Photographie).

Aus der geschilderten Entwicklung ergibt sich, daß der Fruchtknoten unterständig ist, was schon Poulsen (1893) entgegen anderen Behauptungen hervorhebt. Der lange, dünne, bis zu drei Vierteln seiner Länge von einem Gefäßbündel durchzogene Griffel wird von dem röhrenförmigen Perigon manschettenartig umgeben, ragt aber oben aus ihm mit dem stigmatösen Ende heraus (Fig. 17). Die Perigonröhre erscheint oben etwas aufgeblasen, weil sie eine Höhlung mit einschichtigen Wänden bildet.

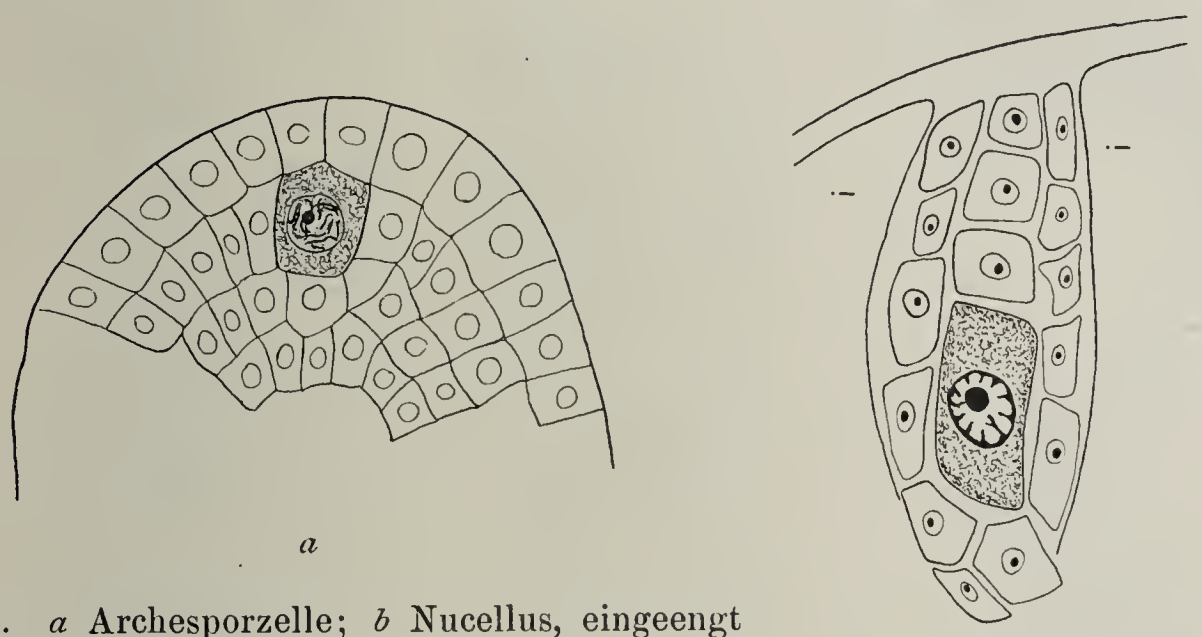
Nach vollzogener Bestäubung fallen Griffel und Perigon bald ab und hinterlassen eine kaum wahrnehmbare Narbe.

## VII. Die Entwicklung des Embryosackes.

Wie im vorigen Abschnitt berichtet wurde, stellt der untere der beiden in der Blütenanlage entstehenden Höcker das Ovulum dar. Die Spitze der Kuppe ist als das Nuzellusgewebe anzusehen. Hier

findet man in der subepidermalen Schicht eine sich vor ihren Nachbarinnen durch bedeutendere Größe auszeichnende Zelle, die Archesporzelle. Sie ist in Fig. 18*a* in der Vorbereitung zu einer Teilung dargestellt. Diese und die sich anschließenden Teilungen zerlegen sie in mehrere Zellen, von denen eine zur Embryosackmutterzelle wird. Gleichzeitig vollzieht sich die Bildung des Integuments. Dicht unterhalb der Kuppenspitze wölbt sich das Gewebe stumpf vor, so daß ein Wulst entsteht, der von vornherein vielschichtig ist (Fig. 18*b*). Er schließt über dem kleinen, im Wachstum zurückbleibenden Nuzellus zusammen und umgibt ihn als einziges Integument, das eine lange, enge Mikropyle bildet. Von einem zweiten Integument wird keine Spur angelegt.

Während der nun folgenden Tetradenteilung wird die Embryosackmutterzelle durch weiteres Wachstum des Integuments immer tiefer



*a* *b*

Fig. 18. *a* Archesporzelle; *b* Nucellus, eingeengt durch das dicke Integument.

ins Innere der Samenanlage hinein verlagert. Fig. 19*a* stellt eine beginnende Anaphase der ersten Reifeteilung, Fig. 19*b* eine fertige Tetrade dar. In der Regel ist es die unterste Zelle der Tetrade, welche die weitere Ausbildung erfährt. Es begegnete mir aber auch das Bild der Fig. 19*c*. Hier kann wohl kein Zweifel obwalten, daß es die zweitunterste Zelle ist, welche den Embryosack liefern wird. Die Ausbildung desselben verläuft in der für die Mehrzahl der Angiospermen typischen Art, wie die Fig. 19*d*—*f*, deren letzte den vollausgebildeten Embryosack mit Eiapparat, Antipodenzellgruppe und Zentralkern darstellt, beweisen.

## VIII. Die Befruchtung.

Es gelang mir nicht, bei dem mir zur Verfügung stehenden Material von Thelygonum die Pollenkeimung auf der Narbe und die

Pollenschläuche auf ihrer Wanderung durch den Griffel zu sehen. Die Bedingungen, unter denen die Pflanzen in den letzten Tagen vor ihrer Fixierung gestanden hatten, waren wohl zu ungünstig gewesen. Daher hielt ich es für wünschenswert, die Pollenkörner auf Nährböden keimen

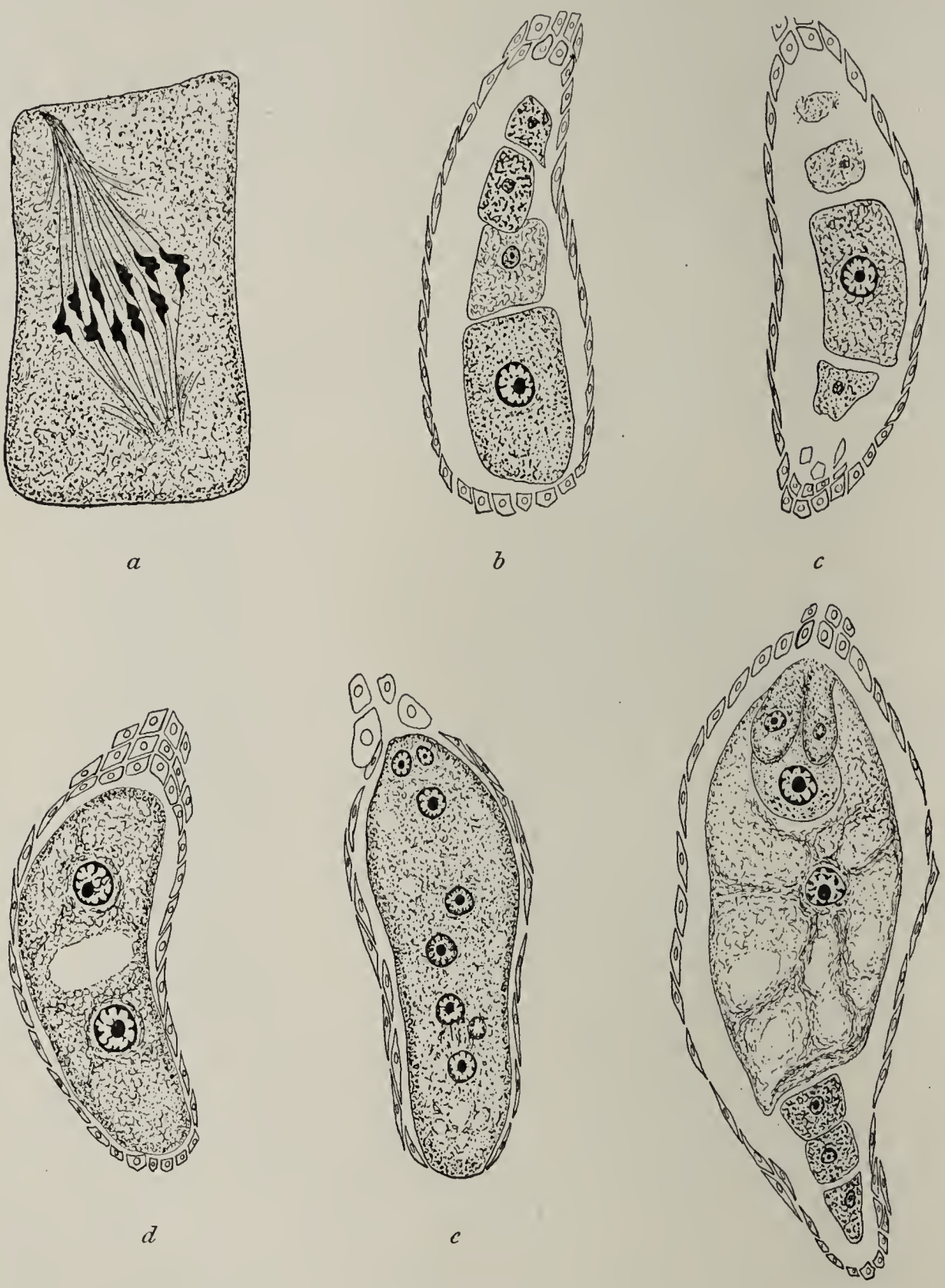
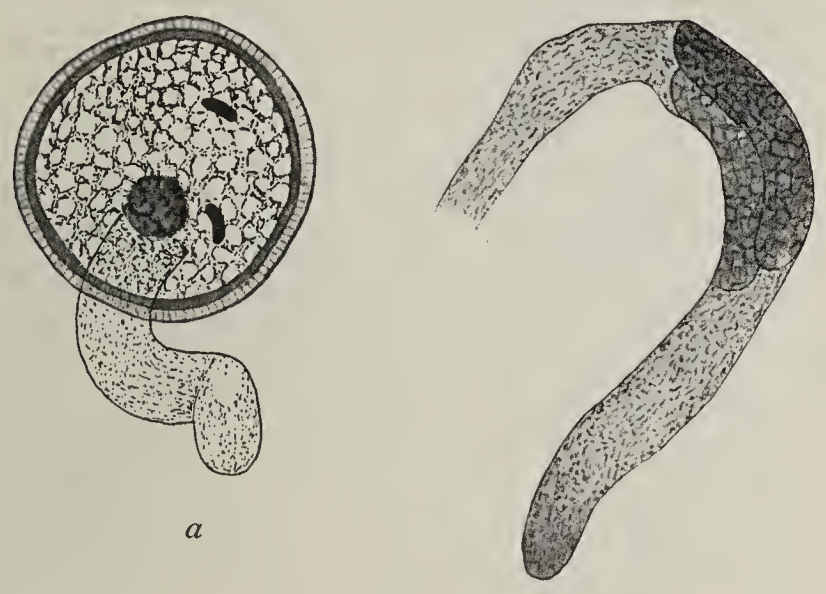



Fig. 19. Embryosackentwicklung.

zu lassen. Am geeignetsten erwiesen sich 2%ige Agar-Agar-Lösungen, die mit 5% Rohrzucker versetzt waren. Stücke der dünnen Agarschicht wurden im Regaudschen Gemisch (vgl. pag. 2) fixiert. Es kam mir besonders darauf an, festzustellen, ob die ja meist der De-

generation anheimfallenden vegetativen Kerne überhaupt noch in die Pollenschläuche eintreten. Oft scheint es nicht der Fall zu sein. Fig. 20 *b* zeigt einen Pollenschlauch, in dem die Spermakerne dicht beisammen liegen. Seine Spitze ist von dichterem Plasma gefüllt. Von einem vegetativen Kern ist aber nichts zu erblicken. Manchmal wird derselbe indessen doch wohl in den Schlauch übergehen. In der Fig. 20 *a* liegt wenigstens der vegetative Kern der Austrittsstelle des noch kurzen Pollenschlauches dicht an, während die Spermakerne sich ihr noch nicht genähert haben. Es mag vielleicht vom Grade der Degeneration abhängen, wie sich die vegetativen Kerne hierin verhalten.

Die offene Mikropyle befruchtungsreifer Samenanlagen macht es von vornherein wahrscheinlich, daß bei Thelygonum Porogamie herrscht. Zur Evidenz wird dies erhoben durch meine Beobachtungen über das Entleeren des Pollenschlauchinhalts in den Embryosack. Im Embryosack der Fig. 21 *c* hat sich die Befruchtung bereits vollzogen. In der Mikropyle sieht man aber noch einen Rest des entleerten Pollenschlauches. Übrigens weist auch in den Fig. 21 *a* und *b* die Richtung des in eine Synergide entleerten Pollenschlauchinhalts darauf hin, daß er der Mikropyle entströmt ist.

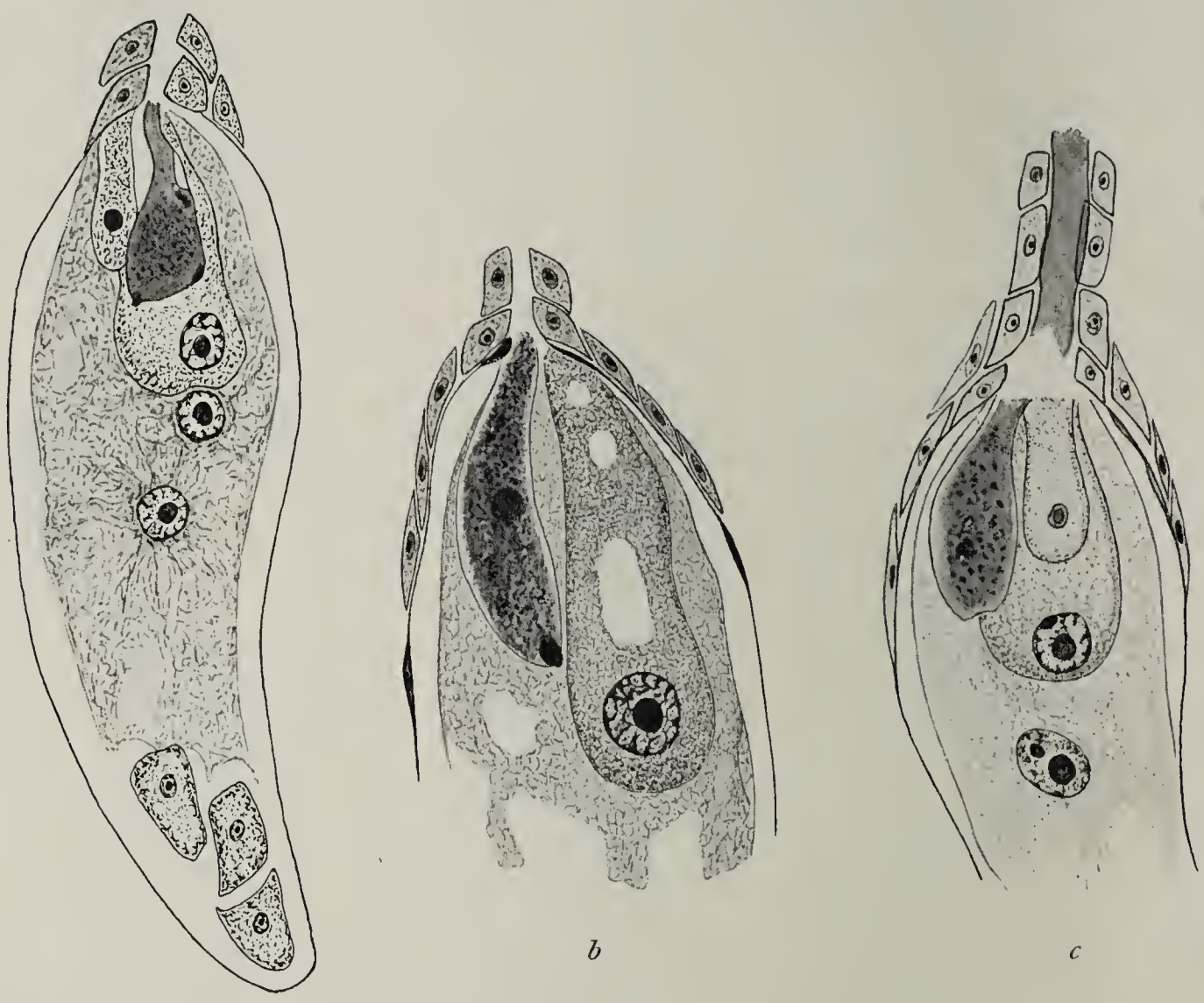


*a* *b*

Fig. 20. Pollenschläuche.

In der Aufnahme des Pollenschlauchinhalts erblickt Strasburger (1910, pag. 257) „die eigentliche, den Synergiden bei den Angiospermen zugefallene Aufgabe, die sie aber auch weiterhin einbüßen konnten". Die letzte Bemerkung weist auf Ausnahmen von der Regel hin, die tatsächlich nicht allzuselten sind (vgl. Lagerberg 1909, pag. 57 und die dort zitierte Literatur). Daraus glaubt Frisendahl (1912, pag. 48) den Schluß ableiten zu können, daß den Synergiden keine Bedeutung bei dem Befruchtungsvorgang zukomme. Mir scheint jedoch dieser Schluß angesichts der erdrückenden Überzahl der Pflanzen, bei denen tatsächlich eine der Synergiden den Pollenschlauchinhalt aufnimmt, zu kategorisch zu sein. Frisendahl mag wohl Recht haben, wenn er den Weg des Pollenschlauches von der gegenseitigen Stellung und der

Inserierung der drei Zellen des Eiapparates „teilweise“ abhängig sein läßt. Damit ist das Problem aber nur verschoben, denn es bleibt alsdann die Tatsache bestehen, daß die Inserierung bei fast allen Angiospermen den Pollenschlauch beim Entleeren seines Inhalts eine der Synergiden zu benutzen zwingt oder doch wenigstens „vorziehen“ läßt. Meiner Ansicht nach besteht daher die Strasburger'sche Auffassung und damit die physiologische Bezeichnung der beiden in Betracht kommenden Zellen zu Recht. Bei Thelygonum fand ich auch



*a* *b* *c*

Fig. 21. Befruchtungsstadien.

stets eine und nur eine Synergide vom Pollenschlauchinhalt erfüllt (Fig. 21 *a*—*c*).

Während vor der Befruchtung die Größe der beiden Synergiden nicht wesentlich differierte (Fig. 19*f*), sieht man nach der Entleerung des Pollenschlauches in die eine von ihnen meist, wie diese sich nach unten hin streckt (Fig. 21 *a*, *c*). Die sie erfüllende plasmatische Masse ist scheinbar sehr dicht und zeichnet sich durch sehr energisches Festhalten der Tinktionsmittel aus. Stets konnte ich in ihr unregelmäßig verteilte, stärker gefärbte Teilchen wahrnehmen. Außerdem enthält

sie einen mehr oder weniger degenerierten Kern, den Kern der zerstörten Synergide.

Meist werden zwei solcher Kerne auftreten, der Synergidenkern und der vegetative Schlauchkern (Juel 1907, pag. 20; dort die Literatur). Wird aber keine der Synergiden bei der Einführung der Spermakerne in Anspruch genommen, so tritt nur ein degenerierter Kern, der der Synergide, in die Erscheinung (Juel a. a. O.; Lagerberg 1909, pag. 58; Strasburger 1910, pag. 259). Wenn es sich bei Thelygonum ebenso verhält, so liegt das daran, daß der vegetative Pollenkern schon vorher der Degeneration unterlag. Die vorhin erwähnten stärker färbbaren unregelmäßig geformten Teilchen sind wohl als Abbauprodukte des Synergidenkerns aufzufassen.

In der Fig. 21 *a* sind die beiden Spermakerne am unteren Ende der gefüllten Synergide, ziemlich weit von einander entfernt, zu erblicken. Der linksliegende ist grade im Begriff, aus dem Plasma herauszutreten; nur mit seiner hinteren Fläche steht er mit ihm noch in Berührung. Ich vermute, daß der andere dieselbe Austrittsstelle benutzen wird. Die Fig. 21 *b* führt nämlich einen solchen Fall vor Augen. Die beiden Spermakerne liegen hier dicht beieinander, sich teilweise deckend, in dem dem Eikern am nächsten liegenden Teil der gedehnten Synergide. (Die andere fehlt in der Zeichnung, da sie durch den Schnitt fortgenommen ist.) Beide Spermakerne sind rundlich. Von irgendeiner Plasmaschicht um sie herum ist nichts wahrzunehmen, so daß ich zur Überzeugung gekommen bin, daß bei Thelygonum nur nackte Spermakerne die Befruchtung vollziehen. Interessant ist das Größenverhältnis zwischen Sperma- und Eikern. Auch hier macht die ganze Substanzmenge des Spermakerns nicht soviel aus, wie die des Nukleolus im Eikern, was Strasburger (1910, pag. 259) für Urtica dioica besonders hervorhebt. Die Spermakerne verraten übrigens nichts von der Anwesenheit eines individualisierten Nukleolus, stellen vielmehr bei Thelygonum eine homogene, dichte, sich stark färbende, scharf begrenzte Masse dar.

Den einen Spermakern auf seinem Wege zum Zentralkern zu fixieren, ist mir nicht gelungen. In Fig. 21 *c* sieht man bereits die Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem Eikern, die des anderen mit dem Zentralkern. Hier sind also die Polkerne schon vereinigt. Die Embryosäcke der Fig. 21 *a* und *b* wiesen aber dicht vor der Befruchtung noch zwei Polkerne auf. Andererseits stellt Fig. 19 *f* einen vollständigen Embryosack dar, in dem noch kein Anzeichen bevorstehender Befruchtung zu bemerken ist. Es ergibt sich hieraus, daß der Zeitpunkt der Verschmelzung der Polkerne einerseits unter-

einander, andererseits mit dem Spermakern bei Thelygonum nicht geringen Schwankungen unterworfen ist, wie ja auch bei anderen Pflanzen in diesem Punkte Variationen vielfach beobachtet worden sind.

Mit einigen Worten muß ich noch des Schicksals der Antipoden gedenken. Sie spielen bei Thelygonum keine wichtige Rolle. Zur Zeit der Befruchtung liegen sie gewöhnlich als selbständige Zellen frei im unteren Ende des Embryosacks. Sie weisen oft dann schon, sicher aber nach der Befruchtung, deutliche Zeichen von Desorganisation auf, welche sich vor allem in unregelmäßigem Zerfall der Kerne äußert. Durch das wachsende Endosperm werden sie dann bald völlig verdrängt und zum Schwinden gebracht.

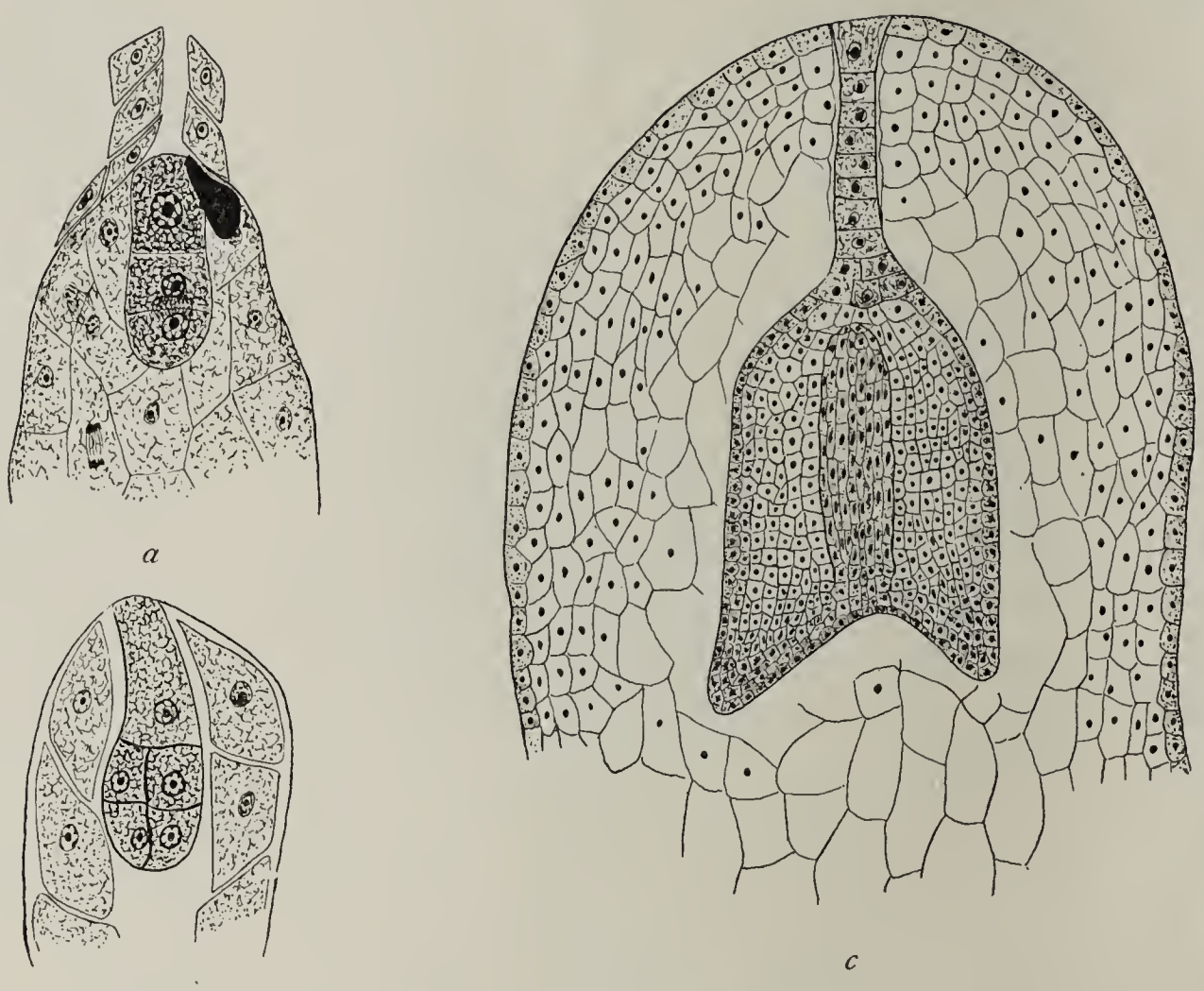
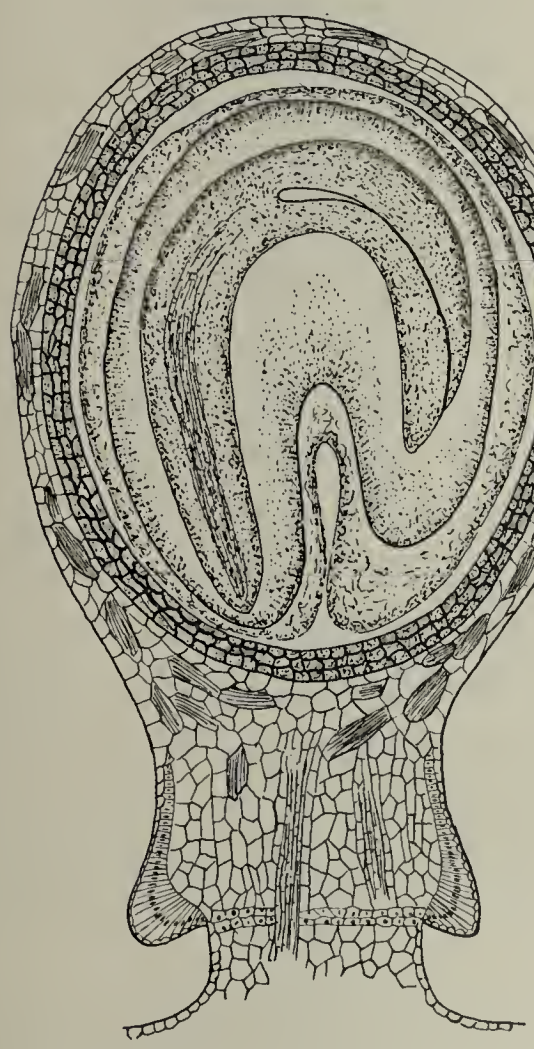



Fig. 22. Embroentwicklung.

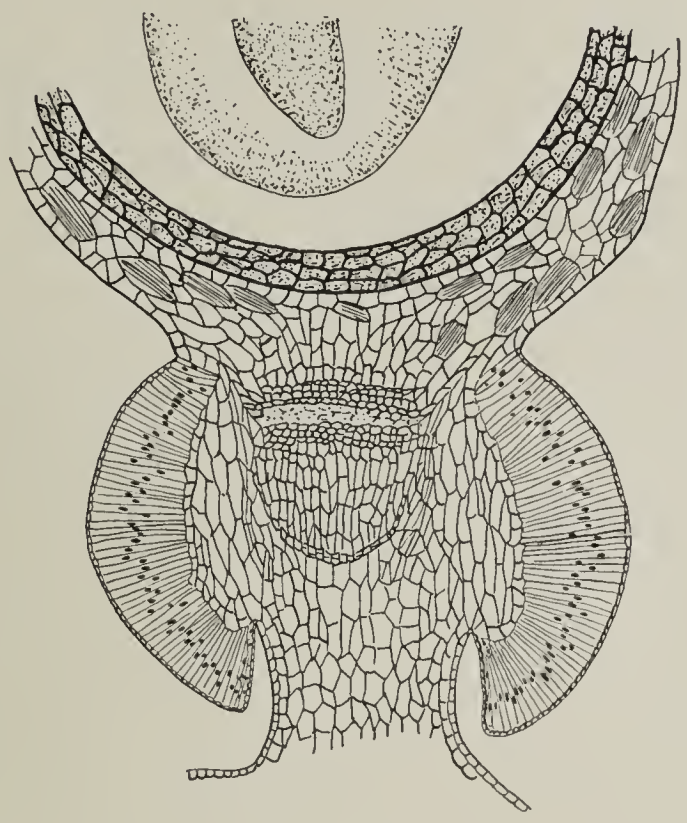
## XI. Same und Frucht.

Die erste Teilung des befruchteten Eies führt zur Entstehung einer unteren und einer oberen Embryozelle. Die letztere ist die Ursprungszelle für den Suspensor. Die erste tritt in die Bildung des Embryo ein; sie teilt sich schneller als die Suspensorzelle. In Fig. 22 *a* ist sie bereits in zwei Zellen zerlegt, während die Suspensorzelle sich noch nicht geteilt hat. Die folgende Fig. 22 *b* zeigt sie nur etwas gestreckt, während der eigentliche Embryo bereits mehrzellig ist, da der

Durchschnitt vier regelmäßig angeordnete Zellen aufweist. Diese Bilder lassen übrigens auch erkennen, daß das Endosperm außerordentlich schnell wächst. Schon der dreizellige Embryo der Fig. 22 *a* ist von ihm umhüllt. Auch weiterhin eilt die Entwicklung des Endosperms der des Embryo weit voraus. Sein Wachstum erfolgt dabei außen. Die dem Embryo anliegenden Zellen vergrößern sich bedeutend und unterliegen baldiger Resorption, wie Fig. 22 *c* deutlich zu erkennen gibt. Bemerkenswert ist die Streckung, die hier der Suspensor erfahren hat. Abgesehen von zwei drei- bzw. zweizelligen Schichten, die



*a*



*b*

Fig. 23. *a* Halbreife Frucht (nach Photographie); *b* Fruchtstielwulst einer reifen Frucht (nach Photographie).

vermutlich die Hypophyse darstellen, besteht er aus acht hintereinander angeordneten, das Endosperm durchsetzenden Zellen, deren oberste nach außen kegelförmig erweitert ist.

Im ferneren Verlauf der Entwicklung nimmt der Embryo eine hufeisenförmige Gestalt an (Fig. 23 *a*). Das knorpelige, granulierte Endosperm enthält keine Stärke. Dagegen fand sich, daß in den Randschichten des dicken Integuments während der Samenentwicklung zeitweise Stärke auftritt, die späterhin wieder verschwindet. Zur Zeit der Samenreife nehmen Embryo und Endosperm fast den ganzen Raum innerhalb der Frucht ein. Die Samenschale ist dünn und wird bei

der Reife schwärzlich. Das Perikarp der Steinfrucht verholzt in seinen inneren Schichten. Die unverholzt bleibende fleischige Schicht umfaßt nur wenige Zellagen. In diesem fleischigen Exokarp finden sich, besonders am Grunde, wo es in den Fruchtstiel übergeht, zahlreiche Idioblasten mit Raphidenbündeln (Fig. 23 *a*, *b*). Mit der Fruchtreife trocknet es und schrumpft ein, so daß die etwas längliche Frucht in der grauen Farbe des verholzten Endokarps erscheint.

An der Fruchtbildung beteiligt sich auch der verhältnismäßig dicke, kurze Blütenstiel. Bald nach der Befruchtung fängt er an, sich von einer Stelle aus nach unten hin zu verdicken, indem sich die Zellen der unter der Epidermis gelegenen Schicht radial strecken. Dieser Vorgang findet dort sein Ende, wo die Loslösung der Frucht erfolgen soll. Zwischen dieser Stelle und dem Fruchtgrunde entsteht durch die erwähnte Streckung nun ein erst niedriger, später sehr auffälliger Wulst (Fig. 23 *a*, *b*), der dem Fruchtstiel auf dem Längsschnitt ein geflügeltes Aussehen verleiht. Ist die Ablösung der Frucht erfolgt, so schrumpft das beschriebene Gebilde, das weiße Farbe annimmt, stark ein. Sobald aber die Früchte ins Wasser gelangen, schwillt es infolge des Schleimgehalts der drüsigen Zellen wieder stark an, wobei viel Wasser aufgenommen wird. Da bei der Keimung die Wurzeln durch das schleimige Gewebe hindurchwachsen, glaubt Balicka-Iwanowska in dem Organ eine Schutzeinrichtung für den Keimling erblicken zu dürfen. Ich möchte aber eher annehmen, daß es die Keimung nur begünstigt durch Aufnahme und Festhalten des Wassers, das der Frucht durch Regen, Tau oder vom Boden aus zur Verfügung gestellt wird.

## X. Zur systematischen Stellung von Thelygonum.

Man hat im ganzen immer dazu geneigt, Thelygonum Cynocrambe einer eigenen Familie, der der Thelygonaceen, zuzurechnen. Diese kleine Familie umfaßt nur eine Gattung mit nunmehr drei Arten, nämlich außer Thelygonum Cynocrambe L. noch Th. macranthum Franchet (Franchet 1887) und Th. japonicum Okubo et Makino (Cynocrambe japonica Makino; vgl. Makino, 1909).

Über die Verwandtschaftsverhältnisse von Thelygonum ist immer noch keine Klarheit geschaffen. De Candolle, Lindley, Schnizlein, Baillon, Franchet, Engler, Warming, Poulsen und Wettstein stellen die Familie zu den Centrospermen, meist neben die Phytolaccaceen. Jussieu, Endlicher und Bentham and Hooker betrachten die Thelygonaceen als Verwandte der Urticaceen. Nach Penzig

(1902, pag. 97) zeigen sie Beziehungen zu den Urticaceen und Euphorbiaceen. Auch Strasburger neigte der Ansicht zu, Thelygonum möchte bei den Euphorbiaceen seine richtige Stellung finden. Ihm gegenüber hatte Penzig auch gelegentlich mündlich geäußert, es sei vielleicht lohnend, den Anschluß bei den Elatinaceen zu versuchen. In dem merkwürdigen System van Tieghem's (1901) stehen die Cynocrambaceen neben den Garryaceen in der Gruppe der Solanineen. H. Hallier stellt die Thelygonaceen in seinem „Système phylétique des Angiospermes“[1]) (1912, pag. 206) neben die Halorrhagidaceen in die Ordnung der Ranalen. Außerdem hat man, wie ich der Monographie Poulsen's (1893) entnehme, die Familie auch noch mit den Begoniaceen, Santalaceen und Monimiaceen zusammenbringen wollen.

Zu den Euphorbiaceen kann Thelygonum meiner Meinung nach nicht gut gehören wegen des oberständigen Perianth und der tenuinucellat-unitegmischen Samenanlage, wohl auch wegen der Raphiden und Colleteren. Die starke Reduktion der weiblichen Blüte würde auch schlecht zu der bei den Euphorbiaceen bekanntlich mit großer Konstanz auftretenden Dreiblätterigkeit und Dreifächerigkeit des Fruchtknotens passen. Berücksichtigt man außerdem noch das Fehlen eines Obturators, einer Caruncula und der Milchsaftgefäße, so kommt man zu der Überzeugung, daß Thelygonum zu den Euphorbiaceen nur wenige Beziehungen hat. Dasselbe Urteil kann man hinsichtlich der Urticaceen fällen, da sich Thelygonum von ihnen durch die Oberständigkeit des Perianthium, in den Verhältnissen der Samenknospe, in der Kristallform des Kalkes und durch die Spaltung der in der Knospenlage nicht eingekrümmten Antheren wesentlich unterscheidet.

Die Monimiaceen kommen wegen ihrer Scheinfrüchte und der eigentümlichen Ausbildung ihrer Blütenachse, ferner wegen der fast in allen Stücken anderen Anatomie nicht als Verwandte der Thelygonaceen in Frage. Man wird wohl auch kaum noch die Santalaceen oder die Garryaceen als solche in Betracht ziehen. Die Begoniaceen, die wie Thelygonum gespaltene Staubblätter haben, weichen von den Thelygonaceen ab durch die ganze Tracht, die Form des Kelchs und der Narbe, durch das Fehlen von Endosperm, in der Anatomie und besonders im Bau des Fruchtknotens, so daß für sie Verwandtschaft mit jenen ausgeschlossen ist. Zu demselben Resultat gelangt man auch in bezug

---

1) Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. Hans Hallier für die Überlassung des betreffenden Korrekturbogens vor dem Erscheinen seiner Abhandlung meinen Dank auszusprechen.

auf die Elatinaceen, die sich durch die Monoklonie der Blüten, den Bau des Androeceums und Gynaeceums, der Samenknospen und der Frucht, ferner durch die Blattform, die Tracht und die Standortsverhältnisse sehr stark von den Thelygonaceen unterscheiden.

Bemerkenswert ist, daß die Forscher, die Thelygonum bei den Centrospermen unterbringen, sich alle mit Vorbehalt und nicht ohne Zweifel so entscheiden. Tatsächlich unterscheidet sich Thelygonum ja von den meisten Centrospermen durch den unterständigen Fruchtknoten, und es kommen wohl zunächst nur solche Vertreter der Reihe als nähere Verwandte in Frage, die in diesem Merkmal mit Thelygonum übereinstimmen. Daher benutzt Eichler, um die Pflanze zu den Phytolaccaceen stellen zu können, als Bindeglied Agdestis, eine von Baillon dieser Familie zugesellte, wie Thelygonum mit Raphidenbündeln und Ovarium inferum ausgestattete Gattung. Im übrigen bestimmt ihn zu seiner Ansicht (1878, pag. 99) die Übereinstimmung im Bau des Ovars, das Vorkommen der Diklinie und Polyandrie bei Phytolaccaceen und das der eigentümlichen Gynobasie, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, bei Microtea.

Manches ist jedoch vorhanden, was nicht zur Unterbringung der Pflanze unter oder neben den Phytolaccaceen paßt. Abgesehen von dem Mangel an Außendrüsen, dem sklerenchymatischen Pericykel, sowie den Beeren- oder Kapselfrüchten bei dieser Familie ist besonders bemerkenswert, daß nach den Untersuchungen Walters (1905) bei der Gattung Agdestis, die das Bindeglied darstellen soll, die Unterständigkeit des Fruchtknotens durchaus keine vollständige ist, da „mindestens die Hälfte des Fruchtknotens“ frei zwischen den Perianthblättern herausragt. Mit seinem vollkommen unterständigen Ovar würde also Thelygonum bei den Phytolaccaceen ganz isoliert stehen, wie übrigens auch bei den Chenopodiaceen, zu welchen die von Eichler ebenfalls herangezogene Gattung Microtea bereits von Payer (1857, pag. 301) und neuerdings wieder von Walter (1905) gestellt wird. Übrigens weicht Thelygonum von den Centrospermen auch ab durch seine tenuinucellat-unitegmischen Samenknospen.

Bei der Durchsicht der „Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris“ von Juel (1911) fiel mir die große Übereinstimmung in der Bildung von Nuzellus und Integument bei Hippuris und Thelygonum auf. Die betreffenden Stellen im Text Juels könnten ohne weiteres auf Thelygonum angewandt werden. Daher wunderte es mich nicht, als ich aus Halliers obengenannter Schrift erfuhr, daß er

Thelygonum in die Nähe der Halorrhagidaceen rücken möchte[1]). H. Hallier begründet seine Ansicht (1912, pag. 206) folgendermaßen: Die Thelygonaceen stehen den Halorrhagidaceen nahe „d'après les stipules, l'ovaire infère, la forme du stigma, la forme de l'embryon, la richesse en tannin, la possession de collétères et d'un endoderme bien accusé, enfin les poils simples et unicellulaires". Aus dieser Reihe übereinstimmender Merkmale scheinen mir besonders wichtig zu sein das unterständige Ovar, die Gestalt des Griffels (Hippuris, Gunnera), das Vorkommen von Tannin (vgl. Solereder, 1899) und der Besitz von Colleteren (Gunnera). Sie läßt sich übrigens leicht noch verlängern. Auf die wichtige Übereinstimmung in Aussehen und Entwicklung von Nuzellus und Integument bei Hippuris und Thelygonum wurde bereits hingewiesen. Thelygonum Cynocrambe (und in noch ausgeprägterer Weise Th. japonicum) hat lange, anemophile Filamente und Antheren, gleich Myriophyllum-Arten und anderen Halorrhagidaceen. Die Dehiszenz der Antheren ist die gleiche. Der Bau des Pollens von Thelygonum stimmt weit besser mit der Ausgestaltung desselben bei den Halorrhagidaceen als mit der bei den Centrospermen überein. Während die letzteren nämlich fast ausnahmslos zahlreiche und auf der Oberfläche des Korns verteilte Austrittsstellen oder Keimporen ausbilden, führen unter den Halorrhagidaceen nach H. Fischer (1890) Hippuris vulgaris und Cercodia alata z. B. vier bis fünf Keimporen bzw. Austrittsstellen, die wie die sechs Keimporen von Thelygonum in einer Ebene liegen. Nach Eichler (1878, pag. 463) kommt bei Halorrhagis zuweilen Oligomerie des Ovars (Zwei- bis Einzähligkeit) vor. Monoecie findet sich bei Myriophyllum und Serpicula. Der Embryo ist bei Thelygonum mit relativ langem Stämmchen ausgestattet und liegt in reichlichem Endosperm, wie bei Halorrhagis, Myriophyllum und Hippuris. Vielleicht dürfen hier auch die geschlitzten Stipularscheiden von Thelygonum, welche in etwa den Stipularbildungen bei Gunnera entsprechen, und das Überwiegen der dekussierten Blattstellung bei Halorrhagis-Arten als Vergleichspunkte herangezogen werden.

Man wird zugeben müssen, daß die beträchtliche Zahl von Übereinstimmungen, die hiernach zwischen Thelygonaceen und Halorrhagidaceen bestehen, eine nähere Verwandtschaft beider Familien, wie sie von

---

1) Schindler hat allerdings die von ihm noch als integumentlos betrachteten Hippuridaceen von den Halorrhagidaceen trennen wollen. Es ist aber sehr fraglich, ob dies berechtigt ist. Vorläufig braucht man der Trennung nicht zuzustimmen (s. Juel 1911, pag. 24; Hallier 1908, pag. 216).

H. Hallier behauptet wird, sehr wahrscheinlich macht. Ob damit Thelygonum zu den Ranalen gehört, ist eine Frage, auf die ich hier nicht einzugehen brauche, da bei der Einordnung in einen weiteren Verband die Thelygonaceen der größeren Familie der Halorrhagidaceen zu folgen haben werden.

Auf jeden Fall wird die Gattung Thelygonum eine selbständige Familie bilden müssen, da sie doch auch manche Verschiedenheiten gegenüber den Halorrhagidaceen aufweist, von denen ich die Abweichung in der Frucht, die bei Thelygonum des für Myriophyllum und Hippuris charakteristischen, durch Umbildung des Integumentes entstehenden „Pfropfens“ ermangelt, und in der Form des Kalkoxalats, das bei Thelygonum in Raphiden, bei den Halorrhagidaceen (mit Ausnahme von Hippuris) in kristallreichen Drusen abgelagert wird, hervorheben möchte.

## Inhaltsübersicht und Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

I. Bemerkungen über die Keimung und über die somatischen Zellen. Die Keimung erfolgt epigäisch. Die Zahl der zu Paaren angeordneten und an Größe etwas verschiedenen somatischen Chromosomen ist 20. In ruhenden Zellen finden sich Chromatinansammlungen in wechselnder Zahl, welche die der Chromosomen nicht erreicht.

II. Morphologischer Aufbau der Pflanze. Ältere Pflanzen bilden Bereicherungszweige aus, die sich in bezug auf den Wechsel der Blattstellung und der Blütenstellung wie die Hauptachse verhalten. Die Blüten zeigen auffälligen sexuellen Dimorphismus. An den Sproßgipfeln finden sich sehr zahlreiche, große, meist kolbenförmige Schleimdrüsen. Die Spaltöffnungen gehören dem Rubiaceentyp an. Der Bau der Achse ist normal, die Zahl der kleinen Gefäße sehr groß. Die Hauptmasse des Chlorophylls im Stengel findet sich innerhalb des Gefäßbündelringes. Die obere Epidermis der Blätter ist papillös. Alle Teile der Pflanzen führen zahlreiche Raphiden.

III. Das Problem der Blatt- und Blütenstellung. Der Versuch Balicka-Iwanowska's, den Schwerpunkt des Problems in eine Verschiebung der männlichen Blüten zu verlegen, ist abzulehnen. — Der Blattstellungswechsel erfolgt am Vegetationspunkt unvermittelt und kann nicht durch die mechanische Theorie erklärt werden. Der Gefäßbündelverlauf sagt nichts über ihn aus. Über die Art des Blattstellungswechsels gibt aber die an den obersten zweiblätterigen Knoten beobachtete Anisophyllie Aufschluß. Sie stellt die Theorie Irmisch's,

wonach die $^1/_4$-Spirale durch Abortieren je eines Blattes an den oberen Knoten entsteht, auf eine sichere Grundlage. Diese Ansicht wird auch gestützt durch eine zweimal beobachtete Abnormität. Über das Fehlen der männlichen Blüten im unteren Abschnitt der Pflanze und den Zusammenhang ihres Auftretens im oberen Teile mit dem Blattstellungswechsel lassen sich nur Vermutungen äußern.

IV. Die männlichen Blüten. Im Grundplan der männlichen Blüten sind wahrscheinlich den zwei bis drei Perigonblättern ebensoviele Staubblätter superponiert, deren Zahl sich durch Spaltung vergrößert, wie es auch bei Euphorbiaceen, Begoniaceen und manchen anderen Familien vorkommt.

V. Die Entwicklung des Pollens. Thelygonum hat im Haploid 10, im Diploid (Abschnitt 1) 20 Chromosomen. Die glatten runden Pollenkörner sind mit sechs in einem größten Kugelkreise liegenden Keimporen versehen. Die Exine weist Stäbchenbau auf. — Die generative Zelle entsteht im Pollen auf die durch Strasburger bekannt gewordene Weise. Die älteren Pollenkörner werden mit Stärke gefüllt. Bereits innerhalb der Pollenkörner findet die Teilung der generativen Zelle statt. Die Spermakerne haben keine sichtbare Plasmahülle. Die vegetativen Pollenkerne degenerieren, meist unter Zerfall in zwei bis drei Stücke.

VI. Die weiblichen Blüten. Die bei ihnen auftretende eigentümliche Gynobasie kommt durch einseitiges Wachstum des Ovulums und seitliche Verlagerung des Perigons zustande. Der Fruchtknoten ist unterständig.

VII. Die Entwicklung des Embryosacks. In der weiblichen Blüte sind nur ein Fruchtblatt und eine Samenanlage vorhanden. Der Nuzellus ist klein und vergänglich. Das einzige Integument bildet sich durch breite Vorwölbung dicht unterhalb der Spitze des Ovulums. Es schließt über dem Nuzellus zusammen und verlagert durch sein weiteres Wachstum den Embryosack, der sich in der für Angiospermen typischen Weise entwickelt, ins Innere der schwach kampylotropen Samenanlage.

VIII. Die Befruchtung. Thelygonum ist typisch porogam. Es findet doppelte Befruchtung statt; dabei wird stets eine Synergide vom Pollenschlauchinhalt erfüllt. Die Verschmelzung der Polkerne miteinander unterliegt zeitlichen Schwankungen. Die Antipoden degenerieren während oder nach der Befruchtung.

IX. Same und Frucht. Der mit einem ziemlich langen Suspensor ausgestattete Embryo wird schließlich hufeisenförmig. Der Blüten-

stiel beteiligt sich an der Fruchtbildung durch Erzeugung eines aus radial angeordneten Schleimdrüsen bestehenden Wulstes.

X. Zur systematischen Stellung von Thelygonum. Am wahrscheinlichsten ist die Ansicht H. Halliers, daß die Thelygonaceen neben die Halorrhagidaceen, in die Nähe von Hippuris, zu stellen sind.

---

## Literatur.


Balicka-Iwanowska, G., Die Morphologie des Thelygonum Cynocrambe. Flora 1897, pag. 83.

Bonnet, J., Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. Arch. f. Zellf. 1911, Bd. VII.

Correns, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Botan. 1907, pag. 44.

Ders., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neueren Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.

Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms. New York 1903.

Diels, Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.

Eichler, Blütendiagramme. Leipzig 1878, Bd. II.

Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Diss. Breslau 1890.

Franchet, Plantae Davidianae. Nouv. Arch. du mus. d'hist. nat. 1887, Tome X, Sér. 2.

Friemann, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss. Bonn 1910.

Frisendahl, A., Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an Myricaria germanica. Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl. 1912, pag. 48.

Goebel, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1910, pag. 30.

v. Guttenberg, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter von Adoxa moschatellina L. und Cynocrambe prost. Gaertn. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1905, pag. 23.

Hallier, H., L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerl. des Sc. ex. et nat. 1912, Sér. IIIb, pag. 1.

Irmisch, Ein kleiner Beitrag zur Naturgeschichte von Thelygonum Cynocrambe. Flora 1856.

Juel, Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nov. Act. Reg. Soc. Upsala 1907, Ser. IV, pag. 1.

Ders., Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris. Nov. Act. Reg. Soc. Upsala 1911, Ser. IV.

Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Lagerberg, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina. Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl. 1909, pag. 44.

Makino, T., Observations on the Flora of Japan. Botan. Mag. Tokyo 1909, pag. 23.

Miyake, K., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, pag. 42.

Murbeck, Über die Embryologie von Ruppia rostellata. Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl. 1902, pag. 36.
Payer, Traité d'organographie de la fleur. 1857.
Penzig, Flore coloriée de poche du littorale méditerranéen. 1902.
Poulsen, Thelygonaceae. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. III, 1a, 1893.
Regaud et Mawas, Sur la structure du protoplasma etc. Compt. rend. de l'Assoc. d. Anat. 1909.
Rosenberg, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora 1904, pag. 93.
Shattuck, A morphological study of Ulmus americana. Botan. Gaz. 1905, pag. 40.
Smith, A Contribution to the life history of the Pontederiaceae. Botan. Gaz. 1898, pag. 25.
Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacia oleracea. Diss. Amsterdam 1910.
Strasburger, E., Über Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin, 1904.
Ders., Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1905, pag. 42.
Ders., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1908, pag. 45.
Ders., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena 1909.
Ders., Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis annua-Pflanzen. Zeitschr. f. Botan. 1909, pag. 1.
Ders., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Botan. 1910, pag. 47.
Ders., Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botan. 1910, p. 47.
Tischler, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens I. Arch. f. Zellf. 1910, pag. 5.
Walter, H., Die Diagramme der Phytolaccaceen. Diss. Erlangen 1905.
Wefelscheid, Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn 1911.
Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl. Leipzig 1911.
Winkler, H., Untersuchungen zur Theorie der Blattstellung I. Jahrb. f. wiss. Botan. 1901, pag. 36.
Wydler, Über die symmetrische Verzweigung dichotomischer Infloreszenzen. Flora 1851.

# Versuche über die Metakutisierung.

Von **H. Mager.**

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

In einer Reihe von Arbeiten, die im Marburger botanischen Institut in den letzten Jahren angefertigt wurden, sind die anatomischen Verhältnisse physiologischer Scheiden (Hypodermen und Endodermen) genauer untersucht worden [1]). Die Gesichtspunkte, die sich hierbei ergaben, wurden zusammengefaßt durch die Hypothese von Arthur Meyer, nach der die physiologischen Scheiden die Aufgabe haben, den Stoffverkehr von Achse und Wurzel in radialer Richtung zu regeln [2]). In folgendem sind die Resultate einiger Kulturversuche angeführt, durch die sich für diese Hypothese weitere Gesichtspunkte ergeben. Die Frage, die hier behandelt wird, ist die: Reagieren die physiologischen Scheiden durch Änderung ihrer Struktur auf Abänderung von Medium und Konzentration der Nährlösung?

Als Versuchspflanze diente Funkia Sieboldtiana, die bereits von Müller (1906) in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen wurde. Sehen wir uns zunächst den Bau normaler Wurzeln an, die Mitte Juli der Erde entnommen wurden.

Epiblem. Schon unter der normale Verhältnisse zeigenden Wurzelhaube lassen sich die Epiblemzellen erkennen und bis nahe an den Vegetationspunkt verfolgen. In 2 cm Spitzenabstand ist eine Kutisierung [3]) der Zellwände eingetreten, d. h. eine Einlagerung von Korkstoffen, die durch folgende Reaktionen erkannt wurden: Sudanglyzerin gab eine starke Rotfärbung der Zellwand in ihrer ganzen

---

1) Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel (Diss. 1903). Rumpf, Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel (Diss. 1904). Müller, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze usw. (Diss. 1906). Mager, Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten (Diss. 1907). Baesecke, Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Filicinenachsen (Bibl. botan. 1908).

2) Kroemer, l. c. pag. 128. Rumpf, l. c. pag. 2. Müller, l. c. pag. 26. Mager, l. c. pag. 6.

3) Kroemer, l. c. pag. 14.

Dicke; eine besondere Suberinlamelle konnte nicht festgestellt werden; Chlorzinkjod gab Braunfärbung; Kalilauge ließ keine Seifenkugeln erscheinen, darauf folgendes Auswaschen und Nachbehandlung mit Chlorzinkjod gab die tiefblaue Färbung von Zellulose; Chromsäure löste die Zellwände etwas schwerer als die Parenchymzellen. Ebenso verhielten sich die Wurzelhaare.

Interkutis. Der Zellring, den die einschichtige Interkutis [1]) in der Wurzel bildet, entsteht bei 1 cm Spitzenabstand und wird schnell, bei 2 cm Spitzenabstand, geschlossen bis auf die Kurzzellen [1]). Tertiäre Zelluloselamellen lassen sich erst später, bei 4 cm Spitzenabstand, erkennen. Nur in wenigen Fällen verkorken auch die Kurzzellen, vielmehr scheint die Regel zu sein, daß sie nicht verkorken, später aber an den Tangentialaußenwänden dachförmige Verstärkungsschichten erhalten [1]). Zuletzt sind die tertiären Zelluloselamellen ziemlich stark geworden.

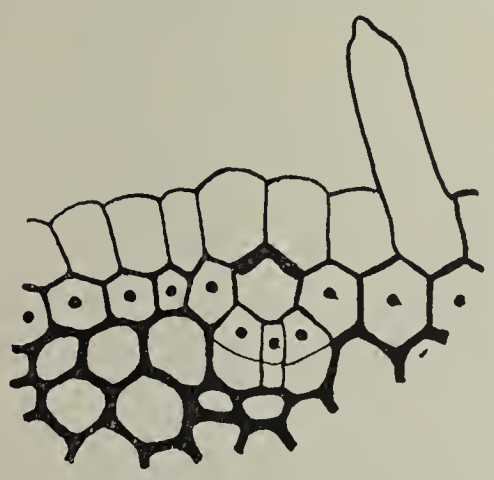


Fig. 1. Erdwurzel, Tangentialteilung unter einer Kurzzelle, Interkutis und verkorkte Zellen mit Punkten (10 cm Spitzenabstand).

Fig. 2. Vertrocknete Wurzelspitze, Reste der Wurzelhaube, kutisiertes Epiblem (·), Interkutiszellen nur unter der Verletzungsstelle verkorkt.

Hin und wieder beobachtet man, daß Parenchymzellen, die unterhalb einer Kurzzelle liegen, verkorken (Fig. 1); dabei findet sich häufig die Erscheinung, daß diese Parenchymzellen durch eine zarte, tangential verlaufende Zellwand geteilt sind und daß die äußere, der Kurzzelle anliegende, die Verkorkung aufweist. Mitunter wurden solche Teilungen gefunden, die ohne Verkorkung geblieben waren. Diese phellogenartige Teilung scheint den Teilungen zuzurechnen zu sein, die bei Verletzungen eintreten.

Verletzungen und Wundperiderm. Unter Stellen, an denen eine oder mehrere Epiblemzellen kollabiert waren (Fig. 2) oder eine bis ins Parenchym reichende Zerstörung des Wurzelgewebes zu finden war (Fig. 3) — diese Fälle waren ziemlich häufig — waren die an-

---

1) Kroemer, l. c. pag. 37 ff.

gegriffenen Zellwände schwach verholzt (deutliche Rötung mit Phloroglucinsalzsäure) und gleichzeitig deutlich kutisiert (Sudanfärbung), ohne daß aber eine Suberinlamelle deutlich sichtbar wird (Vergr. 600fach). Die weiter innen liegenden, unverletzten Parenchymzellen haben sich nachträglich geteilt, ein-, zwei- oder dreimal durch tangentiale Wände. Die äußeren dieser neugebildeten Zellen verkorken, so daß ganz das Bild eines Periderms entsteht. Diese verletzte Stelle wird also dadurch ganz abgeschlossen. Um festzustellen, ob wirklich eine Verletzung und nachträgliche Neubildung vorliegt, wurde eine normale Wurzel einer Wasserkulturpflanze mit der Nadel längs eingeritzt. An diesem Riß waren schon nach 5 Tagen Tangentialteilungen und Verkorkungen der beschriebenen Art vorhanden [1]). Erwähnt sei noch, daß die Endodermis, die nur um eine Zellage von dem Riß entfernt war, keine Veränderung aufwies. Hieraus scheint hervorzugehen, daß ein Hindurchtreten von gelösten Stoffen durch offene Stellen der Wurzel auf diese Weise vermieden werden soll, eine Aufgabe, die an der normalen Wurzelperipherie von der Interkutis besorgt wird; auch werden demnach überhaupt für die Osmose schwache Stellen, wie die erwähnten Kurzzellen mit darunter liegender verkorkter Parenchymzelle, verstärkt. Hierbei sei daran erinnert, daß bei dem primitiv gebautem Lycopodium, das überhaupt keine verkorkten Zellen besitzt, bei einer Verletzung, die dort durch Abtrennung der äußeren Rindenschichten der Wurzel normalerweise eintritt, keine nachträglichen Teilungen auftreten; vielmehr wird da ein wohl gleichwertiger Schutz durch außen sich ablagernde, kutikulaartige Suberinmasaen angestrebt [2]).

Fig. 3. Erdwurzel. Verletzte Stelle mit phellogenartigem Gewebe und Vermehrung der Interkutiszellen (J).

## Endodermis.

Die Endodermis von Funkiawurzeln zeigt normale Verhältnisse. Der Caspary'sche Streifen tritt auf in 0,9—1 cm Spitzenabstand, der

1) Entgegen Küster (Patholog. Pflanzenanatomie, Jena 1903, pag. 187) fand schon Olufsen (Wundperidermbildung, Bot. Zentralbl., Beih. 15, 1903), daß auch im Wasser, also nicht ausschließlich an der Luft, Bildung von Wundperiderm eintritt.

2) Mager, l. c. pag. 39.

Sekundärzustand der Endodermis (Auflagerung der Suberinlamellen) beginnt bei 4 cm Spitzenabstand, wenn 5—7 Tracheen ausgebildet sind. Die Entwicklung der Endodermis spielt sich ab auf einer recht großen Strecke; bei 6 cm Spitzenabstand sind die Sekundärzellen immer noch ganz vereinzelt, sogar bei 7 und 8 cm Spitzenabstand waren höchstens 5 (bis ungefähr 10 %) verkorkt. Die Weiterentwicklung war ganz gleichmäßig. Bei 10 cm Spitzenabstand waren noch $^1/_3$—$^1/_2$ der Zellen im Primär-, die übrigen bis auf einzelne Tertiärzellen im Sekundärzustand; dann nahmen die Tertiärzellen zu, so daß bei ungefähr 17 und 20 cm Spitzenabstand, am ältesten Wurzelteile, $^1/_5$—$^1/_{10}$ der Endodermzellen aus Primärzellen bestand, während der Rest fast ganz aus Tertiärzellen bestand (vgl. Kroemer l. c. p. 109, Typus III).

## Kulturen.

Ein Rhizomstück mit Blättern und etwa 10 cm langen Wurzeln wurde in Leitungswasser kultiviert. Die Wurzeln, die dem Lichte ausgesetzt waren, vergrünten bald und zeigten deutliche heliotropische Krümmungen.

Die Wurzeln erreichten in 4 Wochen eine Länge von 20 bis 25 cm. In der embryonalen Region, die noch im Erdboden entstanden war und die nun im Wasser weiterwachsen mußte, waren die Epiblemzellen unter dem Einfluß des plötzlichen Wechsels des Mediums offenbar abgestorben, wie das spätere Aussehen dieser „Übergangszone“ (Fig. 4) lehrte; sie waren dünnwandig geblieben, zusammengefallen und nicht kutisiert (*e* in Fig. 4). Die darunter liegenden Zellen jedoch waren zu ein oder zwei Schichten verkorkt oder kutisiert und zeigten zahlreiche der oben beschriebenen Tangentialteilungen. Daraus läßt sich erkennen, daß man diese Zone als Verletzung der Wurzeloberfläche aufzufassen hat und die Neubildungen als Wundperiderm. Epiblemzellen, die jünger waren als diese Zone, zeigten Kutisierung ganz wie die Erdwurzel; an manchen Querschnitten waren beide Erscheinungen nebeneinander zu sehen, zusammengefallene Epiblemzellen mit darunter

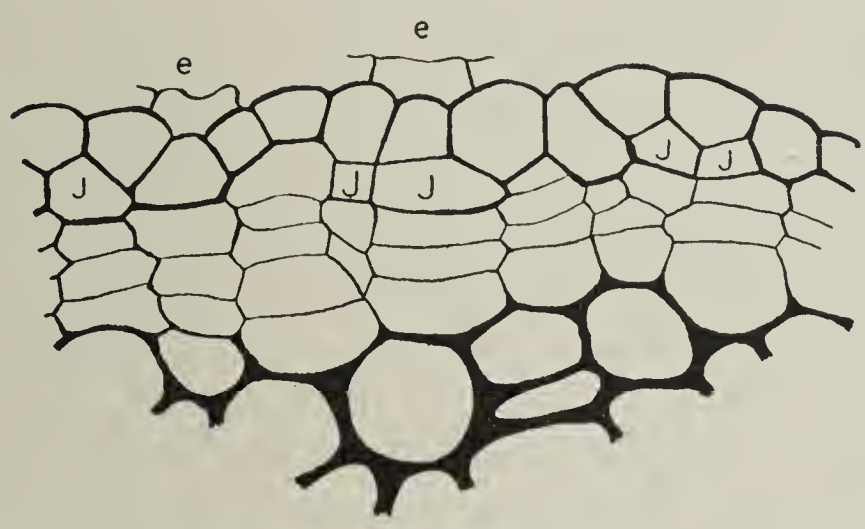



Fig. 4. Erdwurzel, in Wasser weiter gewachsen; „Übergangszone“ 3 cm Spitzenabstand. J = Interkutiszellen (oder Periderm?).

liegenden kutisierten Zellen und Tangentialteilungen und daran anstoßend normale, kutisierte Epiblemzellen, unter denen Interkutis und Parenchym die normale Ausbildung zeigten. Wurzelhaare sind nur wenige vorhanden an den Teilen der Wurzel, die ganz im Wasser gewachsen waren. Auffällig war die starke Kutisierung der im Wasser entstandenen Epiblemzellwände (tiefe Rotfärbung mit Sudan). Die Interkutis schloß sich bei den Wasserwurzeln etwa 1 cm später (2—3 cm Spitzenabstand) als bei Erdwurzeln. Alle anderen Verhältnisse glichen denen der Erdwurzeln. Der Unterschied gegenüber den Erdwurzeln ist also: spärliche Ausbildung von Wurzelhaaren, späterer Schluß der Interkutis.

Kultur in normaler Lösung (Knop). Außer dem Auftreten eines Flaumes reichlicher, langer Wurzelhaare und dem schon bei 2—3 cm auftretenden Schluß der Interkutis zeigen sich keine Abweichungen vom normalen Bau. Bei beiden Wasserkulturen waren Verletzungszonen oft zu sehen.

Kultur in Nährlösung (Knop), die die fünffache Menge Salze gegenüber der normalen enthält. Die Wurzelspitzen wachsen gut weiter, beginnen aber nach einer Woche zu metakutisieren; nach längerer Zeit findet man vollständig metakutisierte Wurzelspitzen. Diese Metakutisierung, die Müller (l. c. pag. 10) beschreibt, zeigt sich darin, daß die äußeren Zellschichten der Wurzelhaube verkorken; wo das embryonale Epiblem unter der Wurzelhaube hervorkommt und damit in Berührung mit der Kulturflüssigkeit kommt, tritt sofort eine Kutisierung seiner Zellwände ein, und nur wenige Zellen weiter basiswärts sind die Interkutiszellen verkorkt, so daß die ganze Spitze nirgends mit unverkorkten oder nicht kutisierten Zellen das äußere Medium berührt (Müller, l. c. Fig. 1). Im übrigen finden sich normale Verhältnisse; die Pflanze gedieh trotz der hohen Konzentration der Nährlösung. — Ein anderes Rhizomstück brachte Wurzeln hervor, deren Metakutisierung unvollständig war. Die Kutisierung des Epiblems war nicht sehr deutlich; die Metakutisierung war vorhanden außer an der vordersten Zone der Wurzelhaube.

Kultur in normaler Nährlösung unter Zusatz von 2,5% Kalisalpeter. Diese osmotisch sehr stark wirkende Lösung hatte zur Folge, daß die jüngeren Wurzelteile abstarben und die Blätter vertrockneten. Die älteren Teile der Wurzeln blieben lebendig (Plasmolyse ist zu erhalten) und vergrünten, da sie dem Lichte ausgesetzt waren; sie zeigten am Ende des Versuches keine nachträgliche Veränderung, sondern in Querschnitten den Bau der normalen, älteren

Erdwurzeln. Neue Sprosse kamen aus dem Rhizom hervor und wuchsen sehr langsam, obwohl auf ihnen der Salpeter ausblühte. Einige wenige Wurzelspitzen brachen neu hervor oder wuchsen weiter, aber so langsam, daß der Zuwachs in 4 Wochen nur 7 mm betrug, gegenüber 10—15 cm in normaler Nährlösung. Die Untersuchung dieser Wurzelspitzen ergab wieder eine deutliche Metakutisierung; Epiblem- und Interkutiszellen waren gegenüber dem normalen Bau stark radial gestreckt. Der Caspary'sche Streifen tritt auf in 1—2 mm Spitzenabstand (bei normalen Wurzeln bei 0,9—1 cm). Nur wenige Zellen hinter der Wurzelhaube sind die Tracheen zahlreich und wohl ausgebildet; an derselben Stelle findet man die Endodermzellen im Primär-, Sekundär- und Tertiärzustand; die Hälfte der Endodermzellen befand sich im Primärzustand. Eine „Übergangszone" (s. oben) war vorhanden, ein Beweis, daß die Wurzel tatsächlich in der Salpeterlösung weitergewachsen war. Es sieht also so aus, als ob das Wachstum, das sonst in dieser Zeit sich auf vielleicht 10 cm erstreckt hätte (vgl. oben), sich auf 7 mm sozusagen konzentriert hätte.

Kultur in 2%iger Kochsalzlösung. Mitte August wurde ein frisch der Erde entnommenes Rhizom untersucht. An den Wurzelspitzen war keine Spur von Metakutisierung zu finden; die Kutisierung des Epiblems beginnt bei 0,5—1 cm Spitzenabstand, die Verkorkung der Interkutis beginnt bei 1,5—2 cm Spitzenabstand. Das Rhizom wurde in Leitungswasser gebracht, dem ½ % Kochsalz zugesetzt wurden. Der Salzgehalt wurde nach 12 Tagen auf 1%, nach 18 Tagen auf 1½ % gebracht. Nach 22 Tagen zeigte sich nun in der 1½%igen Lösung, daß zwar die Wurzelhaube unverändert war, das Epiblem aber kurz hinter der Wurzelhaube kutisierte und dicht dahinter die Interkutis verkorkte. Die Lösung wurde jetzt 2%ig gemacht. Die Blätter vertrockneten nun, die Wurzelspitzen blieben nicht mehr glatt, sondern zeigten seichte, gürtelförmige Querfurchen, offenbar Zonen gestörten Längenwachstums. Nach 29 Tagen war die Pflanze 7 Tage in der 2%igen Kochsalzlösung gewesen und nun war überall eine deutliche und vollständige Metakutisierung der ganzen Wurzelspitze eingetreten.

Fragen wir nun nach der Bedeutung dieser, durch Nährlösungen von höherem osmotischen Druck hervorgerufenen Metakutisierung. Nach Arthur Meyer (bei Müller, pag. 11) würden die Wurzeln „durch die metakutisierte Schicht der Wurzelspitze so abgeschlossen, daß aus ihnen keine Nährstoffe in das umgebende Bodenwasser austreten könnten", und die Suberinlamelle hätte die Fähigkeit, den Durchtritt von Wasser zwar nicht wesentlich zu erschweren, wohl aber gelösten

Salzen das Durchtreten schwierig zu machen (l. c. pag. 26). Ferner wird von Müller (l. c. pag. 5) ausgesprochen. daß die veränderten Wurzelpartien eventuell den Durchtritt von Wasser etwas hindern und daß die Suberinlamellen wahrscheinlich die Diffusion erschweren. Daß die verkorkten äußeren Partien der Wurzel hauptsächlich den Durchtritt von Wasser verhindern, scheint mir ihre Hauptaufgabe zu sein (s. unten). Darauf weist die Tatsache hin, daß die in Leitungswasser und normaler Nährlösung gewachsenen Wurzeln sich nicht so sehr beeilen, den Interkutisring zu schließen, wie die Erdwurzeln. Sollte der Durchtritt von gelösten Salzen gehindert werden, so müßte gerade in Wasserkulturen von geringem osmotischen Druck der Schluß der Interkutis eher erfolgen, da hier die Gefahr eines Salzverlustes näher läge als bei Erdwurzeln. Was nun die Verhältnisse bei den konzentrierten Nährlösungen angeht, so könnte man zunächst meinen, der Salzdurchtritt werde durch die Metakutisierung nicht von innen nach außen, sondern hier von dem äußeren Medium nach innen gehindert werden müssen. Daß in der Tat eine Diffusionserschwerung einmal nötig werden kann, zeigte eine Kultur in einer 3%igen Kochsalzlösung: die Pflanze starb schnell völlig ab. Nun darf man nicht übersehen, daß stark konzentrierte Nährlösungen physiologisch trocken sind und als Schutz gegen diese Trockenheit wäre die Metakutisierung aufzufassen. Ist diese Auffassung richtig, so müßte bei Wurzeln, die in sehr trockenem Boden wachsen, auch eine Metakutisierung eintreten. Das zeigte sich auch wirklich.

Kultur in trockenem Boden. Ich überzeugte mich an einem Rhizomstück, das frisch aus der Erde kam, von dem Fehlen von Metakutisierung. Es wurde mit einer Handvoll gartenfeuchter Erde in Papier gewickelt und untersucht als die Erde nach etwa 2 Wochen staubtrocken war. Bei einigen Wurzeln, die vor dem Absterben offenbar noch Zeit gehabt hatten, etwas zu wachsen, fand ich deutliche Metakutisierung der Wurzelspitze und im übrigen die Verhältnisse, die bei der Salpeterkultur zu finden waren: in 0,5 cm Spitzenabstand die fertige Interkutis, in der Endodermis vereinzelte Sekundärzellen, bei 1 cm Spitzenabstand etwa die Hälfte der Endodermzellen im Tertiärzustand.

Natürlich waren auch Wurzelspitzen zu finden, die keine Metakutisierung aufwiesen, die also vorher abgestorben waren, ehe sie zur Veränderung schreiten konnten. Eine weitere Pflanze, die ähnlich behandelt werden sollte, zeigte frisch an den Wurzelspitzen keine Spur von Metakutisierung; sie wurde eingetopft und blieb ohne Wasser.

Nach einer Woche schon und dann nach völligem Austrocknen am Ende der zweiten Woche reichte die Verkorkung der Interkutis und die Kutisierung des Epiblems bis nahe an die Wurzelhaube; in der Wurzelhaube selbst wurden größere und kleinere Gruppen metakutisierter Zellen bemerkt. Die Wurzelspitzen hatten also eine vollständige Metakutisierung angestrebt, aber nicht vollenden können. Noch bessere Ergebnisse hatte folgender Versuch.

### Kultur im feuchten Raume.

Ich überzeugte mich, daß die Wurzelspitzen der oben beschriebenen, in Leitungswasser gehaltenen Pflanze ohne Metakutisierung waren. Das Wasser wurde nun bis auf einen kleinen Rest abgegossen, die Wände des Gefäßes innen mit Fließpapier ausgekleidet und ein feuchtes Tuch darüber gedeckt, so daß die Wurzeln in einem feuchten Raume wachsen mußten ohne flüssiges Wasser zu berühren. Schon nach 9 Tagen reichten die nunmehr verkorkten Interkutiszellen und das nunmehr kutisierte Epiblem bis nahe an die Wurzelhaube, die ihrerseits noch keine Veränderung aufwies. Dann wurden die Wurzeln einmal angefeuchtet. Nach weiteren 6 Tagen zeigten einige Wurzeln eine Metakutisierung, die vollständig war bis auf größere oder kleinere Lücken in der Wurzelhaube, andere (Wurzelzweige) hatten ihre Spitze ganz und gar durch Metakutisierung ohne Lücke abgeschlossen. Es war also gelungen, durch langsames Austrocknen eine Metakutisierung herbeizuführen.

### Sprengung der Metakutisierung.

War das Eintreten der Metakutisierung vom Wassermangel herzuleiten, so mußte umgekehrt sie durch Wasserzufuhr wieder verschwinden. Das zeigte sich in der Tat. Die eben beschriebene Kultur im feuchten Raume wurde wieder in Leitungswasser gebracht. Schon nach 6 Tagen waren die Wurzelspitzen der Nebenwurzeln und Wurzelzweige äußerlich etwas aufgefaßert; eine Prüfung der Längsschnitte ergab, daß die metakutisierten Abschlußschichten zersprengt und durchbrochen waren. Die metakutisierten Zellen der Wurzelhaube werden abgestoßen und der neue Zuwachs an Epiblem und Interkutis ist ohne jede Spur von Verkorkung und von demselben Aussehen wie am Anfang in der Kultur im Leitungswasser.

Im Anfang November fand ich an Wurzelspitzen von Freilandpflanzen vollständige Metakutisierung vor. Die Wurzeln der Kultur in Leitungswasser waren völlig frei davon; sie waren bei Zimmertemperatur langsam weitergewachsen. Auch die Wurzeln der Kultur

in normaler Nährlösung waren nicht metakutisiert; nur die längste Wurzel war bis in den Bodensatz hineingewachsen und war unvollständig metakutisiert, offenbar unter dem Einflusse der dort herrschenden größeren Konzentration der zu Boden gesunkenen, schwer löslichen Salze. Die im November ausgegrabene Pflanze zeigte nach 8tägiger Kultur in Wasser an den Wurzelspitzen kein weiteres Wachstum oder eine Durchbrechung der metakutisierten Schichten; Funkia gehört vielleicht zu den Pflanzen, die Ruheperiode im Winter durchmachen, die nicht ohne weiteres vor einer gewissen Zeit endet.

## Die Metakutisierung bei Bodenwurzeln im Winter.

Wenn man nach den angegebenen Versuchen verallgemeinern darf, so erscheint eine andere Erklärung für die Metakutisierung der Monokotylenwurzeln am natürlichen Standort denkbar als die, die von Arthur Meyer angenommen wird. Er sagt: „Hier also würden die im Winter als Aufnahmeorgane untätig werdenden, in ihrer Lebenstätigkeit im allgemeinen herabgestimmten Wurzeln durch die metakutisierte Schicht der Wurzelspitze so abgeschlossen, daß aus ihnen keine Nährstoffe in das umgebende Bodenwasser austreten könnten. Gegen Wasseraustritt brauchen wohl diese oft in sehr feuchtem Boden liegenden Organe nicht geschützt werden“ [1]). Die Metakutisierung tritt nach Müller im Spätsommer und Herbst ein (l. c. pag. 5); nun ist aber schon einige Grade über dem Gefrierpunkt und bei und unter ihm der Erdboden für den Pflanzenwuchs physiologisch trocken [2]). Die Wurzeln dürfen also kein Wasser verlieren, da sie es nicht ersetzen können. Man hätte sich also vorzustellen, daß die normalerweise im Erdboden eintretende Metakutisierung der Wurzelspitzen ein Schutz wäre gegen Wasserverlust angesichts der physiologischen Trockenheit, der im Winter infolge niederer Bodentemperaturen die Wurzeln ausgesetzt sind.

---

1) Müller, l. c. pag. 11.
2) Zusammenstellung bei Schimper, Pflanzengeographie 1898, pag. 5.

# Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen.

Von **Fritz M. Cohn.**

(Mit 27 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

Im Verhältnis zu anderen Familien hat man sich mit den Chenopodiaceen, außer vielleicht mit ihrer Systematik, ziemlich wenig beschäftigt. Viel dazu hat sicherlich das wenig schöne Äußere, welches fast durchgehend in der Familie zu beobachten ist, beigetragen.

Es liegen z. B. auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte der Blüten nur spärliche Angaben vor. Payer[1]) hat über Suaeda fruticosa, Beta maritima und Salsola soda berichtet, deren Blüten hinsichtlich ihrer Entwicklung wenig Verschiedenheit bieten. Weiter bringen Baillon[2]) und Stomps[3]) zu dieser Frage Beiträge, ersterer über Salicornia und Sarcobatus, der andere über Spinacea. Im folgenden wird auf diese Angaben zurückzukommen sein. Über die Stellungsverhältnisse des Perigons, Androeceums und Gynaeceums findet man Angaben bei Eichler[4]) in seiner Arbeit über Blütendiagramme, die nachzuprüfen sind.

Im ersten Teil vorliegender Arbeit soll nun eine vergleichende Darstellung der Blütenentwicklung bei einer Anzahl möglichst verschieden gebauter Arten der Chenopodiaceen versucht werden. In Verbindung hiermit ist die Theorie Goebels[5]) von den gepaarten Blattanlagen zu prüfen. Genannter Autor meint, daß im Blütenbau dieser Familie eine Stütze für seine Theorie zu finden sein könnte. Diese besagt, daß bei einer Anzahl von Pflanzen unter allen Umständen Opposition zwischen Perigon- und Staubblättern stattfindet, vielleicht auf Grund einer gegenseitigen Anziehung. Einige Diagramme Eichlers[6]) würden

---

1) Payer, D'organogénie comparée de la fleur, pag. 308—312, nebst Abbildungen Taf. LXVI.

2) Baillon, Bull. mens. de la Soc. Linéenne de Paris 1886, pag. 620—621 und ebenda 1887, pag. 649.

3) Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacea oleracea, pag. 13—18.

4) Eichler, Blütendiagramme, Bd. II, pag. 77—80.

5) Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen. 19. Über „gepaarte“ Blattanlagen. Flora, N. F., Bd. III, pag. 256—260.

6) Eichler, a. a. O. pag. 79, Diagr. $A_2$ u. $B_1$.

allerdings, wenn sie wirklich zutreffen sollten, hiergegen sprechen. Im folgenden wird dies näher zu untersuchen sein.

## Vergleichende Blütenentwicklung.

Als Typus einer Blüte der Chenopodiaceen stellt Payer[1]) diejenige von Suaeda fruticosa hin und meint: „qu' en connaître une, c'est les connaître toutes." Diese Meinung ist aber nicht berechtigt, da er Blüten von zu wenig Arten untersucht hat. Die Entwicklung der typischen Blüte zeigt, daß die fünf Perigonblätter in der gewöhnlichen Reihenfolge von 1 und 3 vorne, 2 hinten und 4 und 5 seitlich, also in $^2/_5$-Spirale auftreten. Die Staubblätter sollen nach Payers Untersuchungen alle zu gleicher Zeit entstehen. Die Nachprüfung hat aber ergeben, daß dies nicht der Fall ist, vielmehr treten sie in derselben Reihenfolge wie die Perigonblätter nacheinander auf, aber in so kurzen Zwischenräumen und daher mit so geringer Größendifferenz, daß sie den Anschein des Zugleichentstehens bei Payer erwecken konnten.

Ungefähr zur Zeit der letzten Perigonblattanlage erscheint in der Achsel der ersten auch das erste Staubblatt, dem schnell die anderen nach dem Gang der $^2/_5$-Spirale folgen. Bei Suaeda treten dann weiter am Vegetationskegel, ziemlich gleichzeitig, drei Höcker auf, die zu Narben auswachsen, welche den Perigonblättern 1, 2, 3 gegenüber gestellt sind. In bezug auf das Gynaeceum ist hier keine vollzählig radiäre Ausbildung vorhanden. Die Anzahl der Narben entspricht derjenigen der Fruchtblätter. Danach zu urteilen ist innerhalb der ganzen Familie die Zahl der Fruchtblätter nicht die gleiche, doch sind stets alle zu einer Hülle zum Schutz der Samenanlagen verwachsen. Da als Typus einer Chenopodiaceenblüte die 5-Zahl im Perigon- und Staubblattwirtel hingestellt werden kann (nach Payer und Eichler), so dürfte man auch wohl die 5-Zahl im Fruchtblattquirl hinzufügen (nicht wie genannte Autoren die 3- resp. 2-Zahl). In Wirklichkeit findet sich diese wohl selten, konnte aber bei Atriplex und Chenopodium, auch bei Spinacia (vgl. Fig. 10, Diagramm 1) öfters beobachtet werden. Somit kann man also die geringere Fruchtblattzahl, wie sie uns gewöhnlich entgegentritt, als reduziert ansehen.

Goebel[2]) sagt, daß die Symmetrieverhältnisse durch Ernährung bedingt seien, wenn diese ringsum gleichartig ist, entstehen

---

1) Payer, a. a. O. pag. 308—309.
2) Goebel, Festschrift für Wiesner 1907, pag. 152.

radiäre Blüten, wenn sie ungleichartig ist, nach der einen oder anderen Seite geförderte. Bei Atriplex hortensis L. war nun besonders deutlich zu sehen, daß Blüten mit 5-Zahl in allen Wirteln etwas größer waren wie die gewöhnlichen und eine bevorzugte Stellung an der Achse einnahmen. So wurden solche meist als einzig ausgebildete Blüte des Dichasiums gefunden, daher auch vermutlich gleichmäßig von allen Seiten ernährt. In der Regel wird aber wohl das Fruchtblatt, welches die Samenanlage trägt, mehr begünstigt sein, und somit wäre ein Schwinden der übrigen sterilbleibenden verständlich. Payer[1]) meint zwar, daß die Samenanlage aus dem Gipfel der Blütenachse entstehe. Dieser Ansicht tritt aber Eichler[2]) entgegen, der vielmehr Zugehörigkeit zu einem Fruchtblatt annimmt, und Stomps[3]) stützt die Eichler'sche Auffassung dadurch, daß er zwei Samenanlagen gelegentlich bei Spinacia fand. Auch hier soll dieser Ansicht zugestimmt werden, da auf Mikrotomschnitten durch junge Samenanlagen von Atriplex deutlich eine seitliche Inserierung wahrgenommen wurde.

Bei 5-, 4- und 3-Zahl der Fruchtblätter stehen diese stets den Perigon- und Staubblättern gegenüber, anders ist es dagegen bei der häufig vorkommenden 2-Zahl. Hier steht z. B. bei Atriplex hortensis das vordere zwischen 1 und 3, das hintere allerdings wieder opponiert. Beide Fruchtblätter fallen für gewöhnlich in die Medianebene, können aber auch, wie aus späterem zu entnehmen ist, in die transversale gelangen. Eine Erklärung für das Nichtopponiertstehen in diesem Falle ist leicht zu finden. Es hängt dies mit dem Bestreben der Fruchtblätter, sich im zur Verfügung stehenden Raum gleichmäßig nach allen Seiten hin zu verteilen, zusammen, was nur durch Stellung in eine Ebene am vollkommensten erreicht wird.

Nach diesen Betrachtungen soll weiter die Blütenentwicklung bei einzelnen Spezies näher studiert werden, zuerst bei Atriplex.

Diese Gattung ist interessant durch ihre in so mannigfaltigen Formen auftretenden Blüten. Man unterscheidet zwei Gruppen, die zwei verschiedenen Systemen angehören, eine sehr merkwürdige Erscheinung, auf die Eichler[4]) zuerst aufmerksam machte und die er richtig erkannte. Es gibt nach dem Gesagten eigentliche Dichasialblüten und Beisproßblüten. Über Einzelheiten liegen bisher noch mancherlei Unklarheiten vor. Am meisten differenziert sind die Ver-

---

1) Payer, a. a. O. pag. 309.
2) Eichler, a. a. O. pag. 81.
3) Stomps, a. a. O. pag. 16—17.
4) Eichler, a. a. O. pag. 83—84.

hältnisse bei Atriplex hortensis L., bei welcher Pflanze eingehende Untersuchungen vorgenommen wurden.

Für die eigentlichen Dichasialblüten findet sich entwicklungsgeschichtlich nur einerlei Anlage, und zwar erscheinen bei dieser die fünf Perigonblätter in $^2/_5$-Spirale mit merklicher Größendifferenz. Es sind die in Fig. 1 mit *P I—V* bezeichneten Vorwölbungen. Wohl zur Zeit der Entstehung des letzten Perigonblattes kommt auch in der Achsel des ersten das erste Staubblatt zum Vorschein, dem dann schnell die anderen in $^2/_5$-Spiralanordnung folgen. Es ist hier die Differenz der Zeiträume etwas größer als bei Suaeda, immerhin sind Stadien wie das gezeichnete nicht ganz leicht aufzufinden. Mit *A I—III* sind in Fig. 1 die drei ersten Antherenanlagen benannt. Dann werden weiter am Vegetationspunkt meist zwei Höcker sichtbar, die zu langen Narben auswachsen. Diese geschilderten Vorgänge liefern also Zwitterblüten, die aber nicht gerade sehr häufig zur Ausbildung gelangen. Vielmehr werden einige Blüten durch das Verkümmern des Gynaeceums männlich, andere durch das Fehlschlagen des Adroeceums weiblich. Bei letzteren kommt es auch vor, daß, jedenfalls aus Nahrungsmangel, die Antheren überhaupt nicht mehr angelegt werden. Wir finden bei den Dichasialblüten also schon ☿, ♂ und ♀ Blüten.

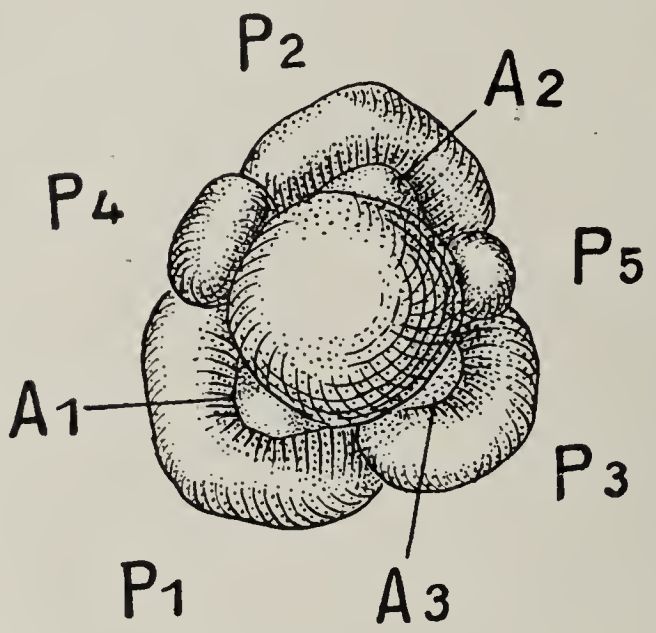



Fig. 1. Junge Blüte von Atriplex hortensis L. *P* Perigonblattanlagen; *A* Staubblattanlagen (stark vergrößert).

Fig. 2 gibt uns ein Bild von dem dichasialen Aufbau eines Blütenstandes, woran das soeben Besprochene erläutert werden soll. Zuerst eine Erklärung der Bezeichnungen. *S* = Achse. *A* = Tragblatt des Dichasiums. 1—4 erste bis vierte Blütenausbildungsfolge. *α—γ* Vorblätter respektive Tragblätter. Soweit kommt die Zeichnung zunächst in Betracht. Bemerkenswert ist, daß hier (gegenüber z. B. von Atr. littoralis) noch Vorblätter nachgewiesen werden konnten; sie kommen aber nicht viel über die Anlage hinaus. Blüte 1 ist gewöhnlich ☿ oder ♂, die beiden folgenden sekundär entstandeuen (2) selten ☿, meist ♂, gelegentlich ♀. Von den mit 3 benannten werden selten alle 4 ausgebildet; sie sind wohl immer ♀. Anlagen 4 verkümmern früh, sie kommen bei Atr. hortensis niemals zur Ausbildung. Zur Fruchtentwicklung

bringen es im höchsten beobachteten Falle nur drei von allen Blüten eines Dichasiums.

Neben der 5-Zahl im Perigon- und Staubblattwirtel findet man auch vierzählige Blüten, die aus den vorigen durch Reduktion abzuleiten wären und zwar durch Unterdrückung des fünften Perigon- und Staubblattes und Einrücken der übrigen in die gekreuzte Stellung. Dieser Vorgang konnte verfolgt werden an einigen Blüten, bei denen das fünfte Perigonblatt im Vergleich zu den andern sehr klein blieb, auch keine Antherenanlage mehr hervorbrachte. Im Verlauf der Entwicklung dürfte es ganz überwachsen werden und die übrigen stellen sich, wieder infolge einer gleichmäßigen Anordnung im verfügbaren Raum, in die

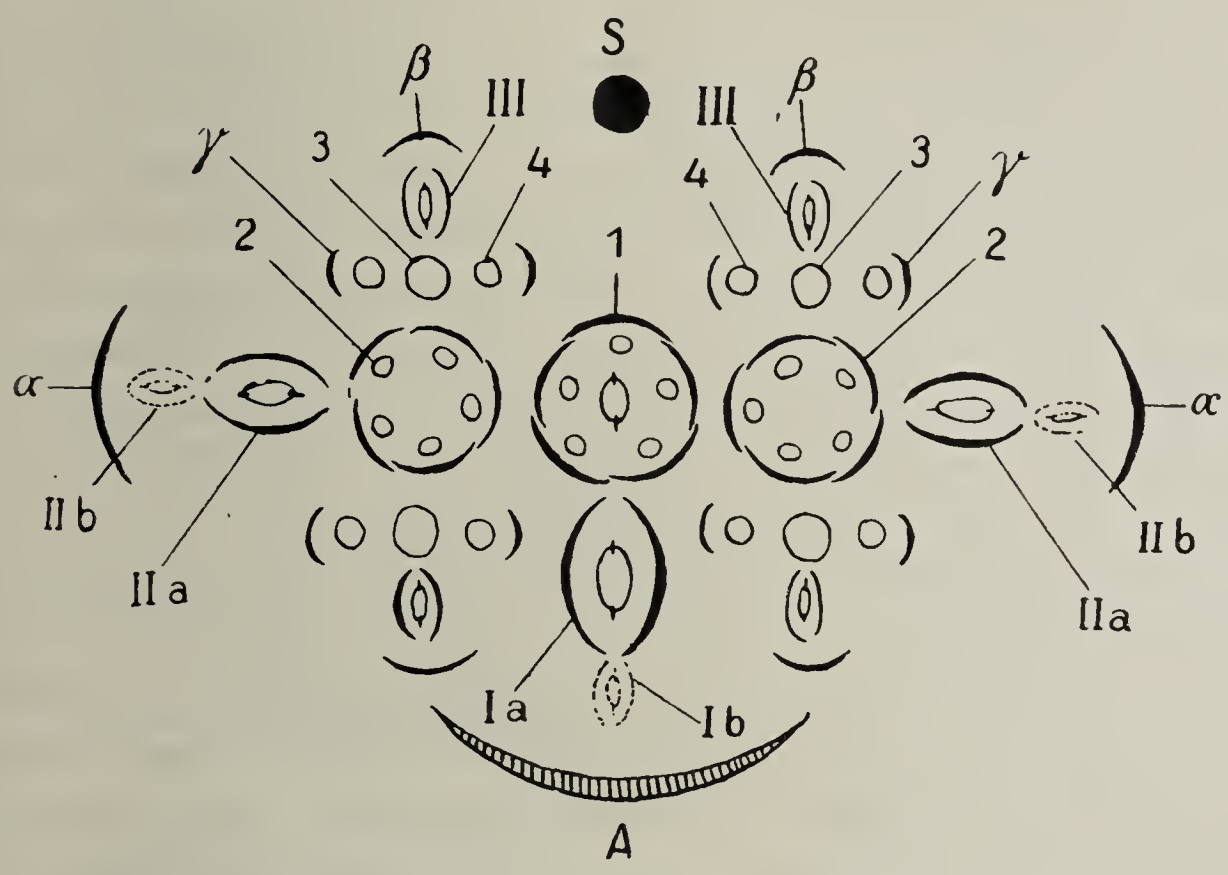



Fig. 2. Diagramm des Blütenstandes von Atriplex hortensis. (Näheres im Text.)

gekreuzte Stellung. Bei den beschriebenen Blüten bleibt stets opponierte Stellung in allen Wirteln gewahrt.

Auch dreizählige Blüten wurden gelegentlich gefunden, die leicht durch weitere Reduktion, sei es aus der 5- oder 4-Zahl verständlich sind. Die Entstehungsfolge ist die in der $^1/_3$-Spirale, das nach vorn gewandte Peringonblatt entsteht zuerst.

Außer den schon angeführten Blütenformen finden sich manchmal noch 6-zählige, oft aber nur in bezug auf das Androeceum, während die 5-Zahl im Perigon erhalten bleibt. Diese Blüten will Eichler[1])

1) Eichler, a. a. O. pag. 78.

nach Art dimerer Monokotylenblüten „erklärt“ wissen. Indessen ist wohl annehmbarer, wie auch die 6-Zahl nur im Androeceum zeigt, sich diese Blüten durch Spaltung der ersten Antheren- respektive Perigonblattanlage aus der 5-Zahl entstanden zu denken. Bisher wurden solche Blüten aber in der Anlage nicht angetroffen (vgl. Diagr. in Fig. 3).

Die Stellung der Samenanlage ist in allen Dichasialblüten für gewöhnlich die horizontale, geht aber durch die schräge Orientierung bis zur vertikalen. Hierüber vgl. auch bei Eichler[1]) und Volkens[2]). Ihre Stellung ist aber ganz unabhängig von der Anordnung der Blüte im Dichasium, eine Regel läßt sich daher für dies Verhalten nicht erkennen.

Es sei hier noch das Diagramm einer eigenartig ausgebildeten Blüte in Fig. 3 gegeben. Die Zahl im Perigon ist 5, die im Androeceum 6, es ist Spaltung im ersten Perigonblatt aufgetreten. Aber die Ausbildung im Staubblattkreis ist eine merkwürdige. Neben einer Anthere im ersten Perigonblatt findet sich eine Einzelblüte, bestehend aus drei Perigonblättern und einem nicht weiter entwickelten Vegetationshöcker in der Mitte. Eine ebensolche steht noch in der Achsel des zweiten Perigonblattes. Wenn man wollte, könnte man diese Blüte vielleicht als eine Stütze der v. Wettstein'schen[3]) Theorie über die Entstehung der Angiospermenblüte ansehen, zumal da sie in einer phylogenetisch wohl schon alten Familie auftritt.

Nun sollen die von Eichler zuerst erkannten Beisproßblüten, die an einer Atriplexpflanze am meisten auffallen, näher betrachtet werden. Sie besitzen immer nur zwei Fruchtblätter, umgeben von zwei Vorblättern. Diese bedingen kein Opponierstehen der Narben, deren Stellung ist vielmehr die normale in der Medianebene. Die Entwicklungsgeschichte dieser Blüten ist sehr einfach. Zuerst entstehen am Vegetationskegel fast gleichzeitig die Vorblattanlagen, die schnell heranwachsen. Inzwischen sind weitere zwei Höcker gebildet, die zu Narben werden und sich weit durch die anschließenden Vorblätter hervorstrecken, um die Bestäubung zu erleichtern. Die Vorblätter sind stets steril und entwickeln sich unabhängig von der Befruchtung. Es ließen sich aber gar nicht selten Reste von Perigonblättern finden, wie schon Fenzl

---

1) Eichler, a. a. O. pag. 81.

2) Volkens, in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III. Teil, 1. Abt. a, pag. 47.

3) v. Wettstein, Handb. d. Syst. Botanik, pag. 478.

und Moquin-Tandon[1]) beobachtet haben, ja beim Durchsuchen von vielem Material konnten sogar wohlentwickelte ♀ festgesellt werden. Der gewöhnliche Fall stellt demnach eine weitgehende Reduktion dar.

Um eine genaue Vorstellung über die Entstehung der Beisproß-Blüten zu gewinnen, müssen wir zunächst die Verzweigung, wie sie bei Atriplex hortensis vorkommt, betrachten. Ein Bild hiervon, nach einem Mikrotomschnitt hergestellt, möge Fig. 4 geben. H bezeichnet den Hauptstamm, Bl das von ihm entspringende Blatt. *S I—IV* sind die in der Achsel entstehenden Sproßanlagen, von denen aber meistens nur *S I—II* zur Entwicklung gelangen, es hängt dies von der Ernährung ab (vgl. Versuch 8, pag. 85). Die mit G bezeichneten Striche sollen den Leitbündel-

Fig. 3.

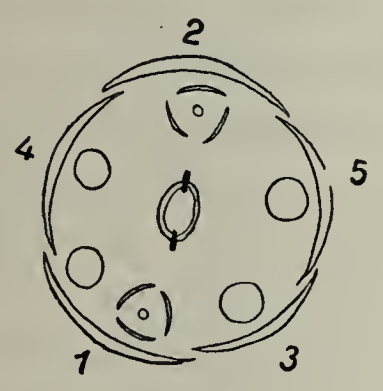



Fig. 3. Diagramm einer eigenartig ausgebildeten Blüte von Atriplex hortensis. In Perigonblatt *1* und *2* kleine dreizählige Blüten entwickelt.

Fig. 4.

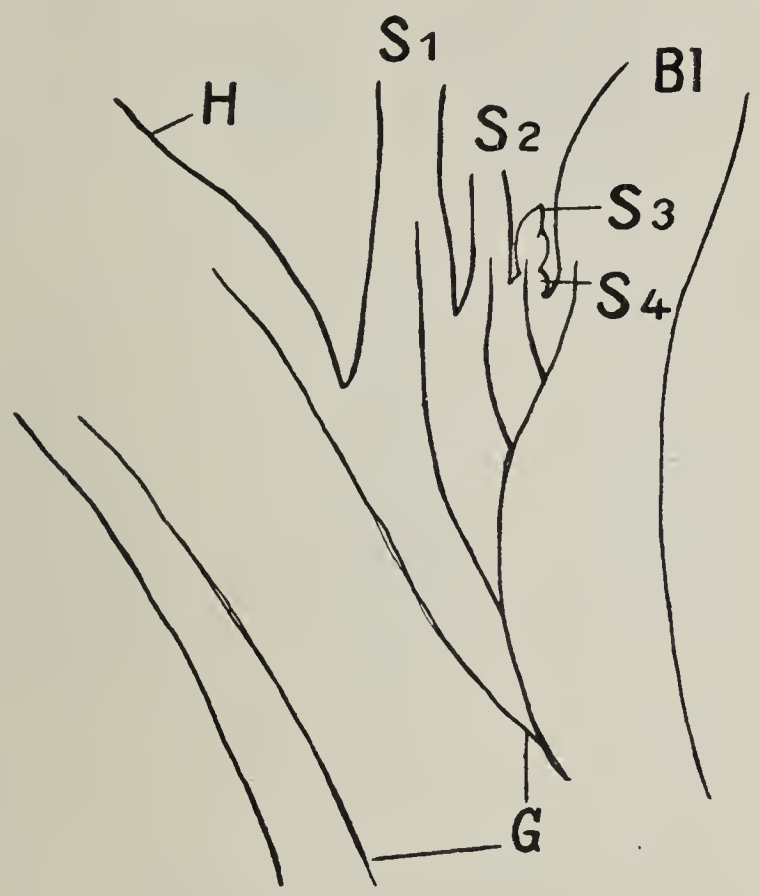



Fig. 4. Schema der Verzweigung bei Atriplex hortensis. (Näheres im Text.)

verlauf veranschaulichen. Die Entstehung eines Sprosses aus dem vorhergehenden erfolgt aus meristematischem Gewebe, welches sich an dessen Basis erhält. Die Versorgung mit Leitungsbahnen geht stets von denen des Blattes aus, nicht geschieht sie also durch seitliche Abzweigung von den zu den Einzelsprossen führenden Bahnen. Somit ist ein direkter Anschluß jedes Sprosses an das Hauptleitungsnetz gegeben.

Es kann nun an Stelle eines jeden Sprosses eine einzige ♀ Blüte mit zwei Vorblättern entstehen, welche letzteren einfach die umgewandelten, ersten paarig gestellten Blätter des Sprosses sind. Daß man

---

1) Moquin-Tandon, in De Candolle, Prodr. XIII, 2, pag. 89—90.

es wirklich mit einer Umformung zu tun hat, verdeutlichen die nebengezeichneten Übergangsformen.

Diese wurden infolge eines später zu erwähnenden Eingriffes hervorgebracht (vgl. Versuch 8), pag. 85.

In Fig. 5, 1 ist ein gewöhnliches Vorblatt abgebildet; die Stelle, von der aus die Teilung der Adern stattfindet, liegt ziemlich weit von dem Ansatz des Vorblattes an der Achse entfernt, oder, was auf dasselbe hinauskommt, das Blatt greift bis zur Anheftungsstelle flügelartig herum. Die Hauptadern sind ziemlich gleichartig ausgebildet. Bei 2, 3, 4 rückt der Verzweigungspunkt der Gefäßbündel tiefer herab, die Form des Blattes wird eine mehr gestreckte und so gewinnt auch die Mittelader ein Übergewicht. Blatt 5 hat nur noch einen sehr kurzen Blattstiel und würde durch Verlängerung desselben und seitliche Ausbildung der Lamina zu Zipfeln das gewöhnliche Blatt 6 ergeben.

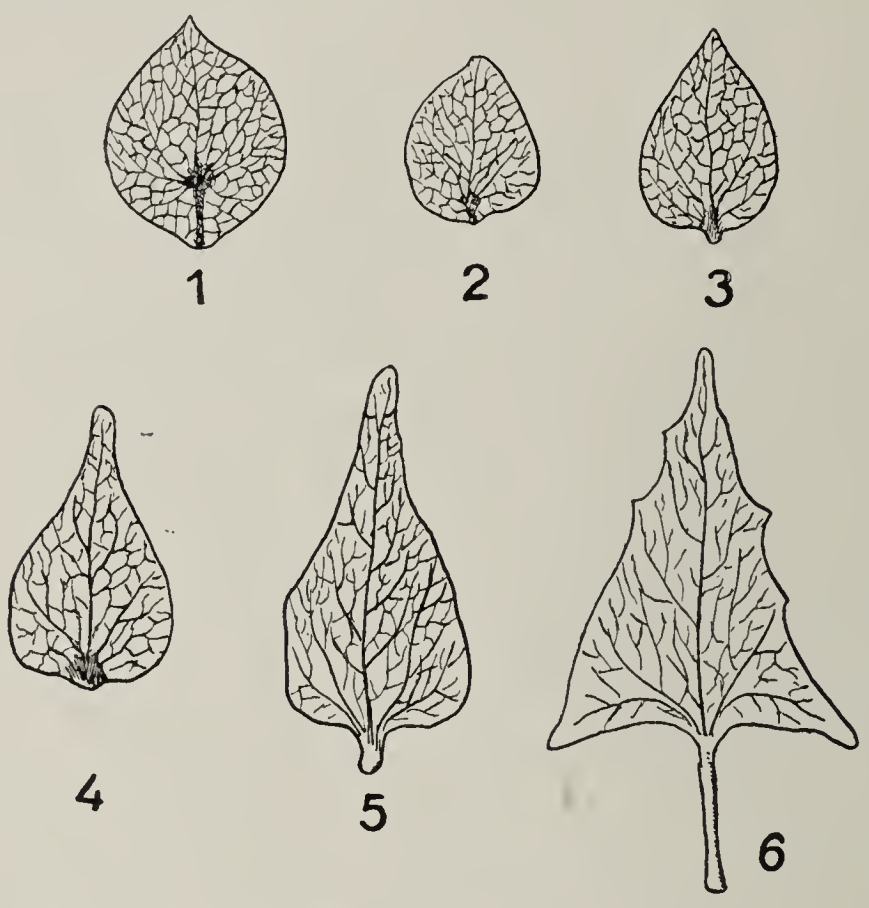



Fig. 5. Atriplex hortensis. *1* Normales Vorblatt; *6* normales Blatt; *2—5* Übergangsformen. (Näheres im Text.)

(♀) Blüten (das Zeichen bedeutet ♀ Bleisproßblüte mit zwei Vorblättern) können nach dem vorhin Gesagten an Stelle eines Sprosses (am häufigsten bei mangelhafter Ernährung) in der Blattachsel entstehen, und auf dieselbe Weise werden sie in der Blütenregion in der Achsel des Tragblattes gebildet. Hier gehen sie entsprechend aus meristematischem Gewebe der zuerst gebildeten eigentlichen Dichasialblüten hervor. Die in Fig. 2 mit *I*, *II* und *III* bezeichneten (♀) Blüten sind die eben besprochenen.

Ein Vergleich mit Fig. 4 zeigt die Verhältnisse deutlich. Dem Blatte *Bl* entspricht Tragblatt *A*. Der erste Sproß *SI* ist hier in Form einer vollständigen Blüte vorhanden, deren Vorblätter durch ihr Fertilsein den dichasialen Aufbau bedingen, selbst allerdings bald nach dem Erscheinen zugrunde gehen. Dem Sproß *II* entspricht (♀) Blüte *Ia*. Ihre Vorblätter werden nicht fertil und die Blüte in der Mehr-

zahl der Fälle bis auf das Mindestmaß reduziert, dafür die Vorblätter aber voll entfaltet. Wiederum durch das Experiment (vgl. Versuch 8 pag. 85) gelang es, diese Vorblätter fertil zu bekommen und somit eben eine zweite Dichasialanlage. *S III* entspricht der zwar nur der Anlage nach vorhandenen (♀) Blüte *Ib*. Diese kommt aber bei Atr. hortensis niemals zur Entwicklung.

Dem eben Gesagten zufolge kann man also die Beisproßblüten auffassen als reduzierte Dichasien. Das Vorblatt $\alpha$ ist zugleich Tragblatt der Blüte 2 und daher läßt sich für dasselbe auch die eben angegebene Betrachtung ausführen und so fort.

Bei Atr. littoralis L. zeigen sich gegenüber von Atr. hortensis einige Verschiedenheiten, zwar nicht im Bauplan der Verzweigung, sondern in der Blütenausbildung. Die Vorblätter der eigentlichen Dichasialblüten werden nicht mehr angelegt, sie sind jedenfalls auf Kosten der größeren Zahl der Blüten verschwunden. Sodann zeigen aber die Dichasialblüten den Unterschied, daß sie alle ♂ sind. Die entwicklungsgeschichtliche Anlage ist zwar die gleiche wie bei der vorigen Art, indessen kommt das Gynaeceum höchstens bis zur Anlage der Narben, dann tritt stets Stillstand im Wachstum auf. Ob durch das Experiment die Ausbildung des Gynaeceums und somit ein Fruchtbarwerden der Blüten erzielt werden kann, wäre möglich und soll später versucht werden. Es wurden nämlich beim Durchmustern einer großen Zahl von Früchten, die von Pflanzen auf gutem Boden gewachsen, herrührten, einige im fünfblätterigen Perigon gefunden, wodurch das Gesagte wahrscheinlich wird. An Dichasialblüten konnten bis zu 20 gezählt werden. Beisproßblüten waren aber immer entsprechend mehr vorhanden. Diese entstehen nicht, wie aus Eichlers[1]) Diagramm hervorgeht, in 1-Zahl, sondern die in Fig. 2 punktierten Blüten *Ib* und *IIb* entwickeln sich stets, vielleicht entsteht sogar noch eine weitere (♀) Blüte, die dann *S IV* in Fig 4 entsprechen würde. Es kann dies aber bei dem knäuligen Zusammenstehen der Blüten nicht leicht entschieden werden.

Der Gattung Atriplex steht am nächsten Chenopodium, sie unterscheidet sich im wesentlichen nur durch das Fehlen der Beisproßblüten und die damit eingeleitete andere Ausgestaltung eines Teiles der Früchte, die man also danach wohl als eine sekundäre Bildung auffassen könnte. Die Blütenentwicklung bietet in der Mehrzahl der Arten nichts Neues. Die Stellung der Samenanlage ist bei einigen Arten wie bei Atriplex

---

1) Eichler, a. a. O. pag. 82, Fig. 35 *E*.

teils vertikal, teils horizontal. So wurden in den kleinen dicht gedrängten dichasialen Knäueln von Chenopodium ambrosioides L. in den ersten zwitterig ausgestalteten Blüten Horizontalstellung beobachtet. Weitere Blüten waren ♀ durch Verkümmerung oder Nichtausbildung des Androeceums und zwar hatten, die dem Auftreten nach ersten, noch meist horizontal, die übrigen vertikal gerichtete Samenanlagen. Wenn man hierüber bezüglich der Stellung nach einer Zweckmäßigkeit fragen wollte, könnte man vielleicht sagen, daß die Vertikalstellung in den letzten Blüten des Dichasiums wegen des ihnen zur Verfügung stehenden engen Raumes die vorteilhafteste ist. Es können so in dem kleinen Knäuel mehr Samen herangereift werden, ohne daß sie sich wesentlich gegenseitig in der Entwicklung behindern. Während man hier also eine einigermaßen gleichmäßige Aufeinanderfolge in der Stellung der Samenanlage und somit auch des Samens sieht, kann bei Atr. hortensis nicht davon die Rede sein. Die wirkliche Ursache bezüglich der Frage wird kaum zu ermitteln sein, da ein Experimentieren mit den kleinen Blüten sehr schwierig ist.

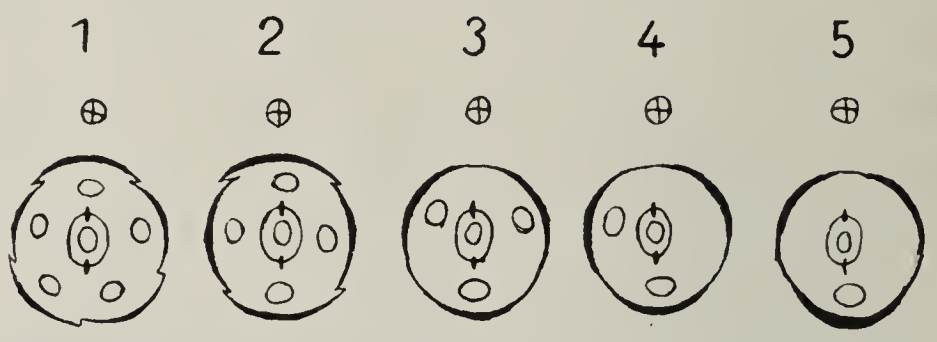


Fig. 6. Blütendiagramme von Chenopodium virgatum L.

Bei Chenopodium cristatum F. v. Müller kommt eine weitgehende Reduktion im Androeceum vor. Hier findet sich nur ein Staubblatt bei Erhaltung der 5-Zahl im Perigon. Es erscheint früher als die beiden letzten Perigonblätter, ist bei ihrer Entstehung bereits ein ansehnlicher Höcker. Stets wird es in der Achsel des ersten Perigonblattes gebildet. Ob gelegentlich auch noch mehr Staubblätter auftreten, konnte an dem spärlich vorliegenden Herbarmaterial nicht festgestellt werden [1]).

In der Sekt. V, Blitum, der Gattung Chenopodium (nach Volkens in Engler-Prantl) bietet Chenopodium virgatum L. wieder ein Beispiel dafür, daß Reduktion der Blüten auf ein und derselben Pflanze

---

1) Die Pflanze ist von F. v. Müller in Fragmenta phytogr. Australiae VII, pag. 11, beschrieben, woraus aber die Anzahl der Staubblätter nicht zu ersehen ist. Weiter ist auf die Transact. Phil. Inst. Vict. II, pag. 73, hingewiesen, welche Abhandlung hier nicht zu erhalten war. Bentham u. Hooker, Gener. Plant. III, pag. 51, geben für Unterabteilung Orthosporium, zu der Chenopodium cristatum gehört, an: Stamina saepissime solitaria.

vorkommt. Schon Wydler[1]) beobachtete, daß die Gipfelblüte, mit welcher der Sproß abschließt, bei Ch. capitatum L. 5-zählig war. Dasselbe gilt auch für Ch. virgatum, wo genannter Autor allerdings keine bemerkte. Sie kommt vielleicht nicht immer zur Entfaltung, läßt sich aber stets nachweisen. Für sie gilt eines der Diagramme in Fig. 6, entweder 1, 2 oder 3, je nachdem der Sproß, der sie trägt, kräftig ist. Bei reichlicher Ernährung ist hier wieder, worauf schon bei Atriplex hingewiesen wurde, radiäre Ausbildung, wenigstens in bezug auf Perigon und Androeceum, vorhanden. Mehr wie zwei Fruchtblätter wurden nicht gefunden. Für die Entstehung der verschiedenzähligen Blüten gilt das oben bei Atriplex Gesagte. Außer den Gipfelblüten sind noch nach Diagramm 3, oder auch nach 4, gelegentlich die Mittelblüten des dichasialen Knäuels gebaut, während für die am meisten auftretenden Blüten Diagramm 5

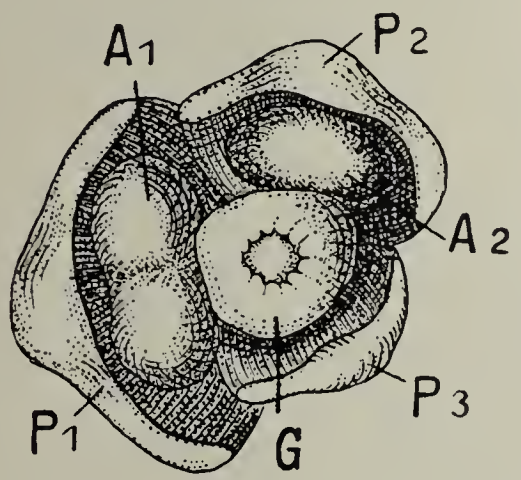



Fig. 7. Blüte von Chenopodium virgatum L. (s. Diagr. 4 in Fig. 6). *P* Perigon; *A* Androeceum; *G* Gynaeceumanlage.

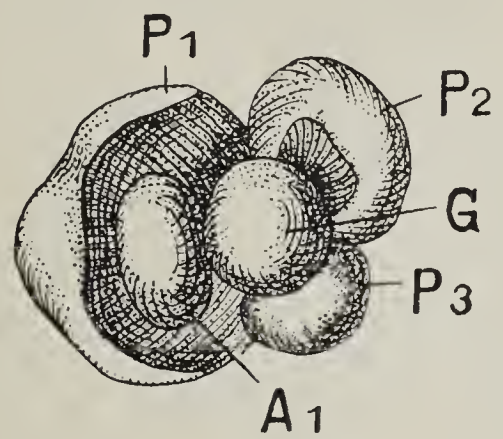



Fig. 8. Junge Blüte von Chenopodium girgatum (s. Diagr. 5 in Fig. 6). *P* Perivon; *A* Staubblatt; *G* Gynaeceumanlage.

gilt. Eichler[2]) gibt nun statt des Diagramms 4 ein anderes, welches keine Opposition der einen Anthere zeigt, vielmehr soll diese nach hinten zwischen Perigonblatt 2 und 3 fallen, somit würde dies Diagramm gegen Goebel's Theorie sprechen (vgl. pag. 51). Es konnte aber bei dem vielen daraufhin untersuchten Material niemals dies Stellungsverhältnis nachgewiesen werden, so daß wohl ein Irrtum vorliegen dürfte. Fig. 7 zeigt die nach Diagramm 4 gebaute Blüte, also deutlich Opposition der Antheren. Fig. 8 bringt den gewöhnlichen Fall, Diagramm 5 entsprechend, zur Darstellung[3]). Die Entstehung der Perigonblätter geht

---

1) Wydler, Pringsheim's Jahrb., Bd. XI: Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände, pag. 326.

2) Eichler, a. a. O. pag. 79, Fig. 33 *A* 2.

3) Die Lage der Perigonblätter zur Achse ist in beiden Figuren nicht den Diagrammen entsprechend gezeichnet, man braucht sich aber, um dies zu erreichen, *P I* in beiden Figuren nur bis nach vorne gedreht denken.

mit deutlicher Größendifferenz nach $^1/_3$ vor sich. Wenn nur ein Staubblatt angelegt wird, scheint es vor den beiden übrigen Perigonblättern zu entstehen, ähnliches geschieht ja nach vorhergehendem bei Chenop. cristatum. Am Grunde verwachsen die Perigonblätter mehr oder weniger; Vorblätter konnten nicht gefunden werden.

Eine gleichzeitige Reduktion von Androeceum und Perigon zeichnet die Gattung Monelepis aus, z. B. Mon. trifida Schrad. Im gewöhnlichsten Fall, Fig. 9, *1*, haben wir ein nach vorn gewendetes Perigonblatt, in seiner Achsel das einzige Staubblatt tragend. Es konnten auch entwicklungsgeschichtlich keine Spuren weiterer Perigon- oder Staubblätter nachgewiesen werden. Die beiden vorhandenen Fruchtblätter stehen in der Medianebene. Die Blüten sind dicht gedrängt in dichasialen Knäueln vereinigt. Es werden an der Primärblüte schon bei der Entstehung des Perigonblattes die Anlagen der Sekundärblüten

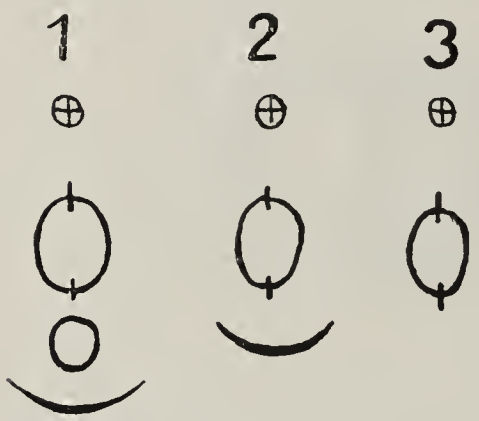



Fig. 9. Monolepis trifida. Vorkommende Blütendiagramme

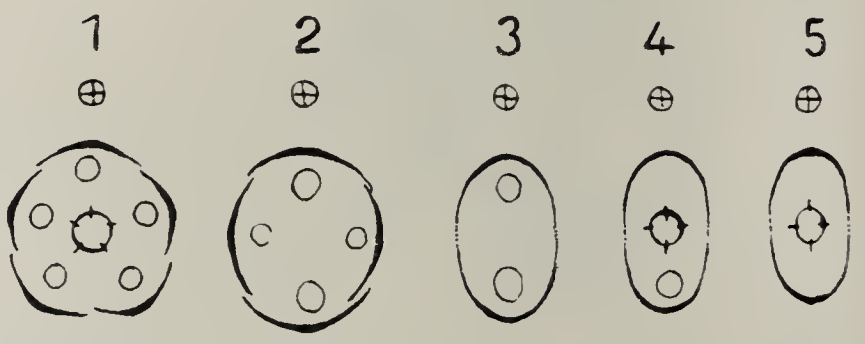



Fig. 10. Blütendiagramme von Spinacia oleracea L.

sichtbar, also schon bevor das erste Staubblatt entsteht. Wohl die dichte Stellung der Blüten und die damit zusammenhängende mangelhafte Ernährung ist schuld, daß die Reduktion noch weiter fortschreitet, wie es Diagramme 2 und 3 zeigen, zuerst schwindet das Staubblatt (Diagramm 2) und weiter geht auch das einzige Perigonblatt noch verloren (Diagramm 3).

Ferner wäre über die Blütenentwicklung bei Spinacia oleracea L. zu berichten. Hier können wiederum sehr weitgehende Reduktionen im Perigon und Androeceum statthaben, jedoch nicht im Gynaeceum. Opposition bleibt in allen Fällen gewahrt. Fig. 10 bringt die beobachteten Blütendiagramme. Diagramm 1 stellt einen seltenen Fall mit radiärer Ausbildung in allen Wirteln dar. Solche Blüten wurden an kräftigen männlichen Pflanzen einigemale gefunden, ebendort auch 4-zählige ♀. In der Regel sind die ♂ Blüten nach Diagramm 2

gebaut. Eichler[1]) meint, daß sich solche Blüten wie dimere Monokotylenblüten verstehen lassen, die medianen Staubblätter sollen dann einem tieferen Quirl angehören, was daraus hervorgehe, daß sie früher stäuben. Indessen ist es einfacher, diese Blüten aus der ja auch hier vorkommenden 5-Zahl durch Reduktion entstanden, anzunehmen. Bei der gewöhnlich 4-zähligen Blüte werden die Anlagen wie folgt ausgebildet. Zunächst, kurz nacheinander, das vordere und hintere Perigonblatt; ebenso dann die beiden seitlichen. In derselben Reihenfolge treten die Antheren auf. Früh sieht man bei den gekreuzt stehenden Paaren eine Größendifferenz, die meist sehr deutlich durch Bevorzugung der Medianebene an der fertigen Blüte zum Ausdruck kommt und auch das frühere Stäuben der median angeordneten Antheren veranlaßt. Da die mediane Richtung so besonders betont wird, kann es sogar zum Schwinden der seitlichen Teile kommen, wie aus Diagramm 3 hervorgeht, eine Blütenform, die an einer Pflanze ziemlich zahlreich auftrat. Bei den ♀ Blüten (Diagramm 5) konnten nie mehr als zwei Perigonblätter gefunden werden. Diese sind fast ganz verwachsen und haben daher ein etwas anderes Aussehen als bei den ♂ Blüten. Ihre Entstehung zeigt Fig. 11. Die drei ersten jungen Blüten des Dichasiums sind darin gezeichnet. Die Perigonblätter entstehen als freie Höcker am Vegetationskegel (s. Anlage II), verbinden sich aber frühzeitig (s. Blüte I). Eine Größendifferenz ist in der Regel zu bemerken, das hintere ist etwas größer. Warum im Gynaeceum keine Zurückführung auf die 2-Zahl geschieht, ist nicht zu ermitteln, stets sind vier Narben vorvorhanden. Sie scheinen als vier selbständige Höcker angelegt. Dagegen meint Stomps: „. . . bleek het mij, dat de carpellen optreden als twee median gelegene verhevenheden. . . . Aan den top vertakken zij zich meestal, zoodat in den regel vier stempels gevormd worden.“ Bei dieser Auffassung wäre also auch hier Reduktion eingetreten und erst nachträglich Verzweigung, wie sie auch bei Chenopodium und Atriplex, hier freilich in späterem Stadium gelegentlich beobachtet wurde. Man sieht häufig das Auftreten von ♂ Blüten an den weiblichen Pflanzen.

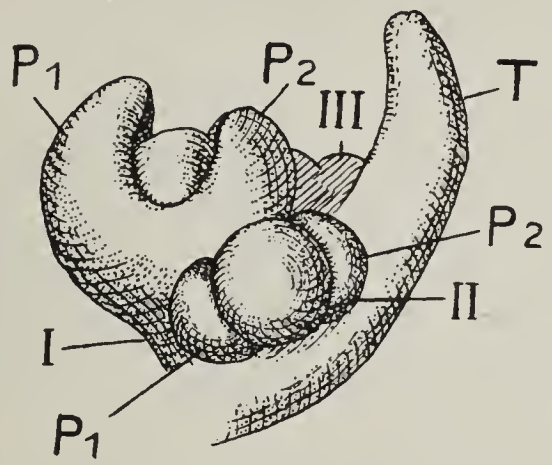



Fig. 11. Die ersten 3 ♀ Blütenanlagen *I*, *II*, *III* des dichasialen Knäuels von Spinacia oleracea L. *T* Tragblatt; *P* Perigonblatt. Vergr. 235.

1) Eichler, a. a. O. pag. 78, Anm. 1.

Vielleicht dürfte diese Einrichtung zur Sicherung der Bestäubung gelegentlich stattfinden, oder die ♂ Blüten kommen durch ungenügende Nahrungszufuhr im Laufe der Entwicklung zustande, man findet sie fast nur als die zuletzt angelegten im Dichasium. Experimentell soll dies Verhalten später geprüft werden. Diagramm 4 muß noch besonders Erwähnung finden, es geht daraus klar hervor, daß die Blätter nicht, wie Volkens[1]) meint, Vorblätter sind, sondern Perigonblätter. Es bedarf eigentlich keiner weiteren Erörterung, denn ihre Stellung weist schon die Auffassung von Vorblättern zurück, die doch eine transversale sein müßte. Das eine Staubblatt steht dem ersten Perigonblatt opponiert. Das Aussehen der Blüte ist ganz das der ♀; durch die Öffnung, die bei der Verwachsung des Perigons noch übrig bleibt, schiebt sich die Anthere hindurch. Die Blüte fand sich zu mehreren mit den nach Diagramm 3 gebauten an einer überwiegend ♀ Pflanze.

Fig. 12.

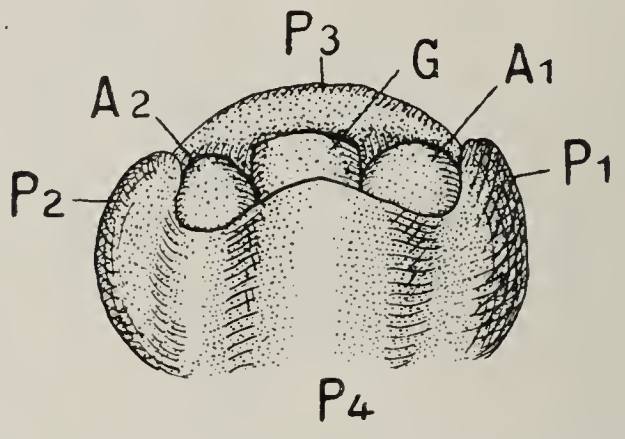



Fig. 13.

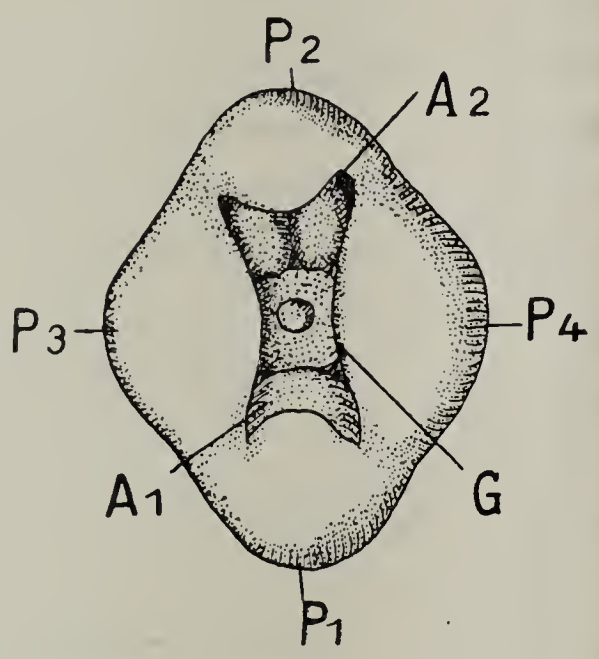



Fig. 12. Salicornia herbacea L. Junge Blüte. *A* Androeceum; *P* Perigon; *G* Gynaeceum.
Fig. 13. Salicornia herbacea L. Junge Blüte, älter als die in Fig. 12 gezeichnete. (Bezeichnung wie dort. Von oben gesehen beide Figuren stark vergrößert.)

Weiter wurde Salicornia, sowohl herbacea L., als auch fruticosa L. studiert, aber in bezug auf Blütenentwicklung kein Unterschied gefunden. Die Untersuchung erstreckte sich auf sehr viel Material, um besonders das Eichler'sche Diagramm (Fig. 33 *B1*) zu prüfen, welches wiederum keine Opposition zeigt; hier ist das vordere Staubblatt alternierend gezeichnet. Bei der Untersuchung wurden stets vier Perigonblätter gefunden, in der üblichen Reihenfolge mit $^1/_2$ Divergenz kurz hintereinander angelegt. Im Gegensatz zu den bisher betrachteten Blüten scheint aber das hintere Perigonblatt das erste der Anlage nach zu sein. Die freien Höcker verwachsen an der Basis gleich nach dem Entstehen. Nur in der medianen Richtung werden dann meist

1) Volkens, a. a. O. pag. 64.

zwei Antherenanlagen, die hintere zuerst gebildet; oft kommt diese allein zur Entwicklung. In Fig. 12 ist ein noch junges Entwicklungsstadium gezeichnet. Die Perigonblätter *P 1—4* sind schon verwachsen. Die Staubblattanlage *A 1—2* wurden der Deutlichkeit halber in Querstellung gezeichnet. *G* ist Gynaeceumanlage. Die Perigonblätter verwachsen im weiteren Verlauf zu einer Masse mit vierzipfeligem Rande, wie Fig. 13 zeigt. Die Benennung ist wie in Fig. 12. Im fertig ausgebildeten Zustand decken sich die Zipfel und verschmelzen sogar manchmal. Zwischen ihnen schiebt sich dann, zuerst das hintere, darauf das vordere Staubblatt zum Verstäuben hindurch. Die Bevorzugung der Hinterseite leitet über zur 3-zähligen Blüte, indem die vordere Anlage verkümmert, sie war aber bei allen untersuchten Blüten anfangs vorhanden. Früh bleibt sie nur zurück und die beiden seitlichen Perigonblätter verbinden sich miteinander, so daß eine 3-zählige Blüte, dem Eichler'schen Diagramm *B 2*, Fig. 33, pag. 79 entsprechend zustande kommt. Das vordere Staubblatt wurde bei diesen 3-zähligen Blüten nie mehr angelegt. Somit kann das Eichler'sche Diagramm *B 1* nur auf einem Irrtum, der leicht bei der Betrachtung einer ausgebildeten Blüte mit ihren undeutlichen Verhältnissen entstehen konnte, beruhen. Baillon gibt allerdings die Entwicklungsgeschichte wirklich 3-zähliger Blüten an, die indessen bei dem verschiedensten Material nicht zu finden war, selbst nicht bei kümmerlich ernährten Exemplaren, welche ausgebildete 3-zählige Blüten in großer Menge produzierten, die aber stets nach der 4-Zahl angelegt waren und die, wie oben beschrieben erst 3-zählig wurden. Indessen paßt Baillon's Ausführung nur für Eichler's Diagramm *B 2*, ein vorderes Staubblatt bei 3-Zahl gibt auch er nicht an. Die Blüten stehen in kleinen 3-blütigen Dichasien ohne Vorblätter. Baillon hebt solche aber als stets übersehen besonders hervor, es konnte aber niemals auch nur eine Andeutung von Vorblättern angetroffen werden. Die Mittelblüte ist gewöhnlich vierzählig entwickelt, die beiden anderen sind oft zu 3-zähligen verkümmert.

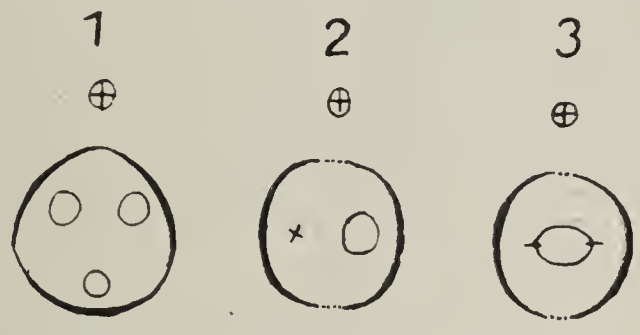



Fig. 14. Ceratocarpus arenarius. Blütendiagramme.

Bis jetzt fanden wir nur bei statthabender Reduktion diese zugunsten der Medianebene, indessen zeigt Ceratocarpus einen Fall, wo die Transversalebene den Vorzug hat. Die Blüten sind monözisch. Bei den ♂ kommen selten 3-zählige vor, wie sie Fig. 14 (Diagramm 1) zeigt. Gewöhnlich ist Diagramm 2 mit nur einem Staubblatt. Diese

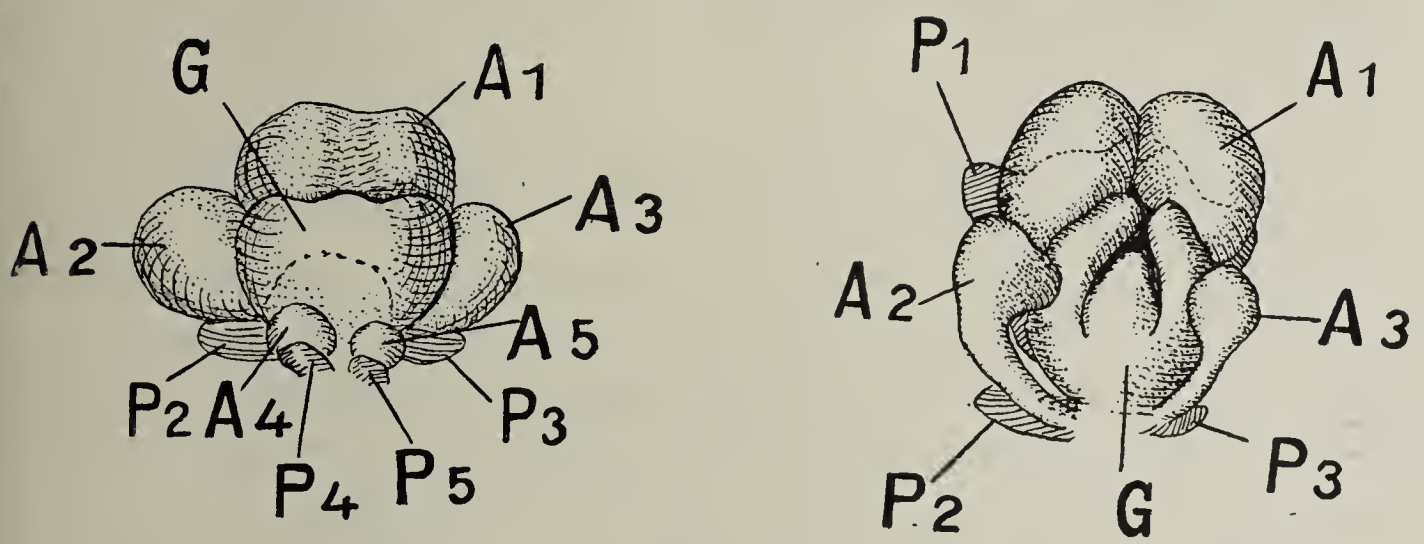
Blüte dürfte sich am einfachsten aus der nach der 3-Zahl gebauten durch Schwinden des vorderen Perigonblattes (ähnliches bei Salicornia) und Einrücken der beiden anderen in die transversale Stellung, ableiten lassen. Ein Staubblatt wird meist auch nur angelegt. Die frei entstehenden Perigonblatthöcker verwachsen im Lauf der Entwicklung zu einer keulenförmigen Röhre, die oben in zwei Lappen gespalten ist. Vergleicht man mit den ♂ die ♀ Blüten, so findet man hier an Stelle der zwei Staubblätter einfach zwei Fruchtblätter. Die Perigonblätter sind etwas umgestaltet, in eine Spitze auslaufend. Volkens[1]) meint (vgl. bei Spinacia), daß die ♀ nicht Perigon-, sondern Vorblätter hätten, was man hier aus ihrer Stellung wohl schließen könnte, indessen ein Vergleich mit den ♂ Blüten, wo sicher ein Perigon vorhanden ist (was das Diagramm 1 beweist), zeigt auch die Natur der ♀ Blütenhüllgebilde als Perigonblätter deutlich. Zudem dürfte das Opponiertstehen der beiden Fruchtblätter gegen Volkens' Ansicht sprechen (bei Vorblättern, wie bei Atriplex stehen diese alternierend). Überhaupt werden wohl nach genaueren Untersuchungen fast alle als Vorblätter bezeichneten ♀ Blütenhüllen bei den Chenopodiaceen als Perigonblätter zu deuten sein, die zum Schutze der Frucht oder zu deren Verbreitung Umgestaltungen erfahren haben. Vielleicht bei Atriplex allein sind Vorblätter vorhanden, die, wie vorhin gezeigt, eben auf einem besonderen Zustande-kommen beruhen.

Die Betrachtungen sollen abgeschlossen werden mit den stark abweichenden Verhältnissen, die sich in der Gattung Corispermum finden. Die Blüte ist zwar auch nach der 5-Zahl gebaut, aber in allen Wirteln dorsiventral. Im seltenen Falle der Vollzähligkeit entstehen alle fünf Perigonhöcker; von diesen zuerst das hintere, dann die seitlichen links und rechts, endlich die beiden vorderen links und rechts, — also eine erhebliche Abweichung von dem sonst zu beobachtenden Stellungsverhältnis. In derselben Reihenfolge werden auch die Antheren angelegt, aber hier macht sich gleich ein großer Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit geltend: Die erste Staubblattanlage entsteht ungefähr zur Zeit der seitlichen Perigonanlagen und sie wächst dann sehr schnell heran. Ihr folgen die beiden seitlichen Antheren in ziemlicher Entfernung nach, dann zeigen sich, aber erst weit später, die vorderen, wenn sie überhaupt angelegt werden. Durch das schnelle Wachstum des ersten Staubblattes und den damit verbundenen großen Raumverbrauch, könnte es vielleicht bedingt sein,

---

1) Volkens, a. a. O. pag. 67.

daß die beiden Narben nach der Seite ausweichend angelegt werden und so also in die transversale Stellung gelangen. Das Gesagte geht aus nebenstehender Zeichnung Fig. 15 *a* u. *b* hervor. In *a* ist ein noch ziemlich junges Stadium wiedergegeben; mit *P 1—5* sind die Perigonblatt- und mit *A 1—5* die Antherenanlagen bezeichnet, mit *G* das Gynaeceum. Man kann wohl in Abbildung *a* erkennen, daß die beiden Narbenhöcker, die gerade angelegt werden, am günstigsten bei gleichmäßiger Ausbildung seitlich stehen. Die Lage und Größe des ersten Perigonblattes ist nach hinten punktiert angedeutet. Recht auffällig ist das bei anderen Blüten nicht beobachtete starke Zurücktreten des Perigonteiles, oft wird nur das hintere Blatt mit unregelmäßig gezacktem Rand ausgebildet (s. in *b*, *P 1*). In der in *b* gezeichneten Blüte ist




*a* *b*

Fig. 15 *a* u. *b*. Junge und ältere Blüte einer Corispermum-Spezies. (a viel stärker vergrößert als b.)

bereits der vordere Teil vollständig verschwunden. Die Reduktion geht nacheinander so weit, daß zuerst das Perigon ganz verschwinden kann, dann auch das Androeceum, so daß nur das Gynaeceum übrig bleibt. Fälle, in denen außer diesem nur noch ein Staubblatt, natürlich das hintere, meist begünstigte vorhanden ist, sind häufig anzutreffen. In den einzelnen Spezies geht die Reduktion verschieden weit, wohl in allen lassen sich alle möglichen Stadien der Ableitung aus der vollzähligen Blüte auffinden, wenn auch gewöhnlich die eine oder andere Form vorherrschend ist.

## Methode zur Untersuchung der Blütenentwicklung.

Hierüber dürfte in Kürze vielleicht einiges gesagt werden, da es nicht so ganz leicht ist, Einsicht in die jungen Entwicklungsstadien zu erhalten, weil diese oftmals noch nicht $^1/_{10}$ mm im Durchmesser besitzen. Es wurden die zu untersuchenden Blüten einen halben Tag in

10%ige Kalilauge gelegt, dann ausgewaschen und mit Eau de Javelle einige Stunden gebleicht; darauf die gewünschten Stadien frei präpariert, was nur mit ganz fein angeschliffenen dünnen Insektennadeln möglich war. Sie wurden weiter in Glyzerin übertragen und hierin wenigstens einen Tag belassen, um die eintretende Schrumpfung aufzuheben. Wenn man die kleinen Blütenanlagen nun in Hämatoxylin zum Färben bringt, nehmen sie in wenigen Sekunden eine gleichmäßig violette Tönung an. Hierbei lieferte gute Resultate altes Hämatoxylin, nach Ehrlich hergestellt. Zurück überführt in Glyzerin kann man sie, wenn die neuerliche Schrumpfung ausgeglichen ist, infolge ihrer Kleinheit in der dichten Flüssigkeit in allen Stellungen ohne Deckglas unter dem Mikroskop beobachten. Herbarmaterial, in Alkohol und Kalilauge aufgeweicht und genau wie vorhin behandelt, lieferte auch ganz gut brauchbare Objekte zur Untersuchung.

## Weitere Untersuchungen über Atriplex hortensis.

Im ersten Teil vorliegender Arbeit wurden die verschiedenen Blüten von Atr. hortensis betrachtet, und wie schon lange bekannt, liefern diese so ganz verschiedene Früchte[1]). Moquin-Tandon[2]) berichtet hierüber als Charakteristikum für Sekt. Dichospermum folgendes: „Flores monoici; in femineis nunc brackteae fructiferae omnino distinctae, calyx nullus et semen verticale; nunc calyx 5-phyllus et semen horizontale.“ Es ist aber offenbar aus dieser kurzen Beschreibung nicht viel zu ersehen. Clos[3]) erst hat sich etwas eingehender mit der interessanten Tatsache der Heterocarpie beschäftigt. Er beobachtete gelbbraune und schwarze Samen, hat auch schon Keimungsversuche angestellt, aus denen resultierte, daß die gelben Samen gut keimten, aber die schwarzen überhaupt nicht. Hierüber wird später noch die Rede sein. 1873 teilte Scharlock[4]) Ascherson seine Beobachtungen „Über die dreifach gestalteten Samen von Atriplex nitens Schkuhr“ mit (zwischen Atr. nitens und Atr. hortensis ist diesbezüglich kein

---

1) Wir haben es mit Früchten zu tun. Die dünne Gynaeceumwand legt sich dem Samen an, ohne aber wesentlich zu schützen. Jedenfalls verwittert sie wohl bald. Der bequemeren Ausdrucksweise halber sei im folgenden gestattet, von Samen zu sprechen.

2) Moquin-Tandon, a. a. O. pag. 90.

3) Clos, Les grains de l'Atriplex hortensis et leur germination. Bull. Soc. bot. de France 1857, T. IV, pag. 441—444.

4) Scharlock, Bot. Zeitung 1873, Bd. XXXI, pag. 317—319.

Unterschied vorhanden). Letzterer schrieb ihm, daß bereits Lange[1]) hierüber Aufzeichnungen gemacht habe. Alle bisherigen Schilderungen ergänzt und erweitert Becker[2]) in einer neuen Arbeit und gibt eine Übersicht von Blüten und Samen, die aber auch noch nicht ganz die wirklich vorkommende Mannigfaltigkeit erschöpft. Vergleiche auch Goebels[3]) Aufsatz über Heterokarpie.

Über eine weitere neue Arbeit von Fučskó[4]) konnte ich mich nicht orientieren wegen der mir unverständlichen ungarischen Sprache.

Der Deutlichkeit halber soll, ähnlich wie es Becker getan hat, eine vollständige Tabelle über Blüten und Samen an den Anfang gestellt werden.

**Tabelle 1.** Atriplex hortensis (Samen).

| | Blüte | Perigon | Vorblätter | A. gewöhnlich | | B. außergewöhnlich | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | I. Stellung | II. Aussehen | I. Stellung | II. Aussehen |
| Dichasialblüten | 1) ☿ | + | 0 | horizontal | schwarz, wie bei Chenopodium | a) horizontal<br>b) schräg<br>c) vertikal | a) gelbbraun<br>b) Zwischenform |
| | 2) ♂ | + | 0 | — | — | — | — |
| | 3) ♀ | + | 0 | horizontal | schwarz, wie bei Chenopodium | a) horizontal<br>b) schräg<br>c) vertikal | a) gelbbraun<br>b) Zwischenform |
| Beisproßblüten | 4) ☿ | + | + | sehr selten, kommt wenig in Betracht | | | |
| | 5) ♀ | + | + | vertikal | a) gelbbraun<br>b) schwarz linsenförmig | — | — |
| | 6) ♀ | 0 | + | vertikal | a) gelbbraun<br>b) schwarz linsenförmig | — | — |

+ = vorhanden, 0 = fehlt.

Aus Blüte 4 geht hervor, daß man die anderen leicht aus dieser durch Reduktion ableiten kann, sie ist indessen so selten anzutreffen, daß sie nicht weiter in Betracht gezogen zu werden braucht. Die

1) Lange, Bidrag til belysning af Atr. hortensis. Bot. Tidssk. 1866, pag. 12. Om de tre formede frøe hos Atr. hortensis. Ebenda 1867—1868, pag. 147—156. Referat von Warming, in Flora 1869, pag. 114.

2) Becker, Über die Keimung verschiedener Früchte und Samen bei derselben Spezies. Diss. Münster.

3) Goebel, Über Heterocarpie. Naturw. Wochenschr. 1911, N. F., Bd. X.

4) Fučskó, Über den Polymorphismus und die Keimfähigkeit der Samen von Atriplex. Mag. bot. Lap. 1911.

Stellung der Samen ist, wie ersichtlich, eine recht verschiedene, von der wagerechten durch die schräge Richtung hindurch zur senkrechten. Bei genauerem Zusehen kommen die beiden letztgenannten Orientierungen gar nicht so selten vor, wie aus späteren Tabellen (bei Versuch 3 aufgeführt, pag. 82) hervorgeht. Doch zeigen diese Stellungsverschiedenheiten nur die Samen im 5-blätterigen Perigon, an den Beisprossen ist sie konstant die vertikale, hier vielleicht durch den seitlichen Druck der beiden Vorblätter bedingt. Die auftretende Form, Färbung usw. der vorkommenden Samen ist aus der Tabelle leicht ersichtlich, so soll nur einiges noch bemerkt werden. Schwarz, wie bei Chenopodium soll heißen, daß diese Samen den in der Gattung Chenopodium auftretenden entsprechen. Die Perigonblätter, die sich für gewöhnlich schützend um den jungen Samen herumlegen, verfehlen diesen Zweck ganz, wie aus der nebenstehenden Fig. 16 hervorgeht. Sie zeigt einen

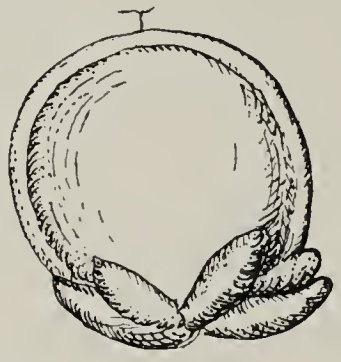


Fig. 16. Atriplex hortensis. Gelbe Frucht in vertikaler Stellung im fünfblättrigen Perigon.

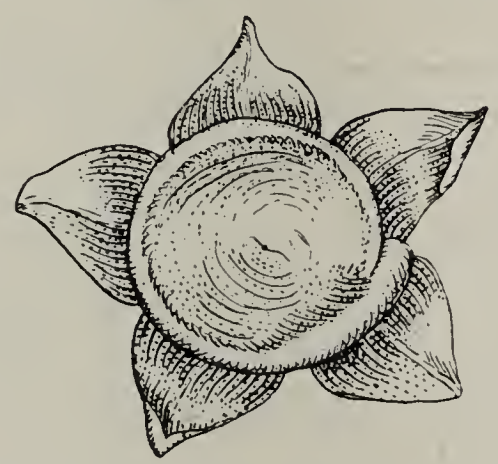


Fig. 17. Atriplex hortensis. Gelbe Frucht in horizontaler Lage im fünfblättrigen Perigon.

in der Tabelle unter 1) oder 3) B, I, c; II, a angeführten Samen, die Perigonblätter sind ganz klein geblieben. Fig. 17 bringt die Abbildung von einem Samen, unter 1) oder 3) B, I, a; II, a angegeben. Er ist für das Perigon auffallend groß und drängt es frühzeitig auseinander. In der Tabelle finden sich noch Zwischenformen verzeichnet, die bisher nicht beachtet worden sind. Es sind dies Samen, die man nicht unter die drei typischen Formen einreihen kann, vielmehr bilden sie Übergänge, was aus Farbe und Bau der Samenschale, Größe usw. hervorgeht.

Da gibt es 1. solche, die die Formen mit den gelbbraunen teilen, allerdings nur vielleicht halb so groß sind. Die Schale ist aber mehr den schwarzen ähnlich, nur nicht so dunkel, etwas ins rotbraune spielend.

2. Wurden andere gefunden, die die Form der schwarzen besaßen, aber sich wieder durch jene rotbraune Farbe von diesen unterschieden.

3. Kamen, allerdings sehr selten, den gelben an Gestalt und Größe völlig gleichende vor, indessen sah ihre Samenschale weit dunkler aus, als es bei diesen sonst üblich ist. Da die Farbe der Samen nur auf der Ausbildung der Schale beruht, so soll diese eingehender untersucht werden. Sie nimmt bekanntlich ihren Ursprung aus den Integumenten, deren bei Atriplex zwei vorhanden sind, die den Nuzellus umgeben. Wir wollen zusammenhängend die ganze Samenanlage betrachten.

In Fig. 18 ist eine solche nach einem Mikrotomschnitt gezeichnet. Sie ist kampylotrop. Die beiden Integumente sind je zweischichtig. Der Embryosack ist durch sekundär erfolgte Teilung weit in den Nuzellus hineinverlagert. In ihm sieht man alle Kerne in normaler Zahl und Lage. Zwei Antipoden sind nur gezeichnet, die dritte fiel außerhalb des Schnittes. Von diesen abgewendet der Chalaza zu, bemerkt man schon einen, in der Figur durch Punktieren hervorgehobenen Zellenkomplex, dessen Wände verquellen und dessen Kerne sich auflösen. Diese Zellen werden von dem nach der Befruchtung schnell heranwachsenden Embryosack verdrängt und vom Embryo resorbiert. Im Außenintegument markiert sich schon jetzt besonders die äußere Zellage durch Desorganisation der Kerne und allmählige Größenzunahme. Die Zellen in der Konkavseite des Embryosackes lassen bereits eine Teilung, die sich in radiärer Richtung von der Ansatzstelle des Funikulus aus erstreckt, erkennen.

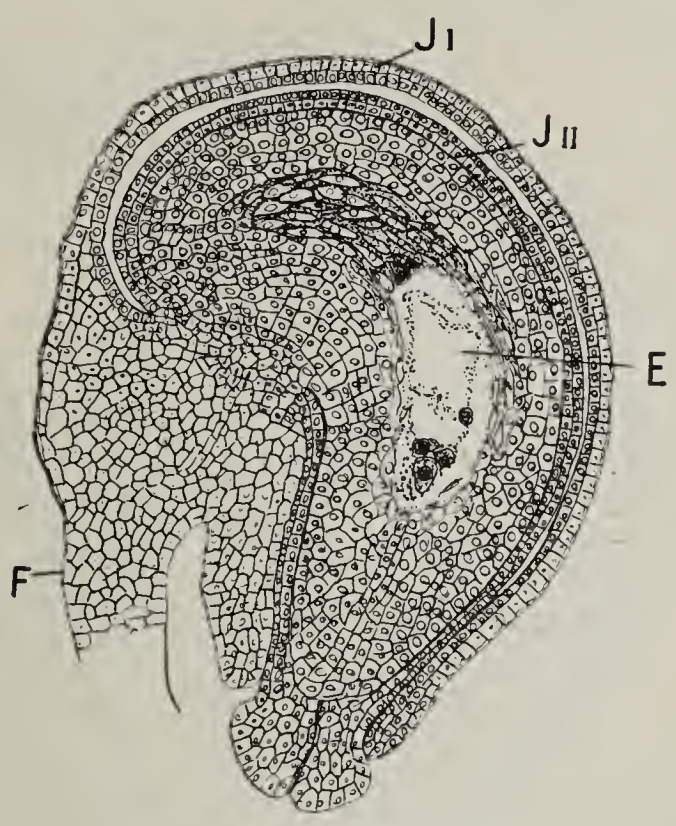



Fig. 18. Erstes Stadium (Samenanlage empfängnisreif) von Atriplex hortensis L. *J I* äußeres, *J II* inneres Integument; *F* Funikulus; *E* Embryosack. Durchmesser 0,0357 mm an breitester Stelle.

Fig. 19 bringt ein weiter vorgeschrittenes Stadium zur Darstellung. Der Embryosack hat sehr an Ausdehnung gewonnen. Man sieht in ihm reichlich Protoplasma und Kerne. Am Chalazaende ist eine größere Ansammlung von Protoplasma stets zu beobachten, auf die auch Hegelmaier [1]) hinweist, hier wohl durch Stauung angehäuft. Der Embryo

1) Hegelmaier, Untersuchungen über die Morphologie der Dicotylenendospermen. In: Nov. Acta d. Ksl. Leop. Carol. Acad. d. Naturf. 1887, Bd. XLIX, pag. 59—63.

ist bereits vielzellig (auf dem Schnit etwas tief getroffen). Die Teilung des Nuzellargewebes ist in radialstrahliger Richtung eine schon sehr weitgehende. In dem kleinzelligen Gewebe des Funikulus sind die Zuleitungsbahnen eingebettet (in der Figur nicht gezeichnet, da im Schnitt nicht getroffen). Der Embryosack verdrängt mehr und mehr auch die nach der Peripherie zu gelegene Nuzelluszellen. Die Integumente erleiden jetzt eine weitere Umgestaltung. Bis zu diesem Entwicklungsgrad ungefähr gilt für alle Samenformen das gleiche, von hier aus aber entscheidet es sich, welche Gestalt, Farbe usw. die Samen annehmen. Dies beruht wesentlich einerseits auf der weiteren Ausgestaltung der Integumente zur Samenschale, andererseits auf dem früheren oder späteren Aufhören der Perispermbildung.

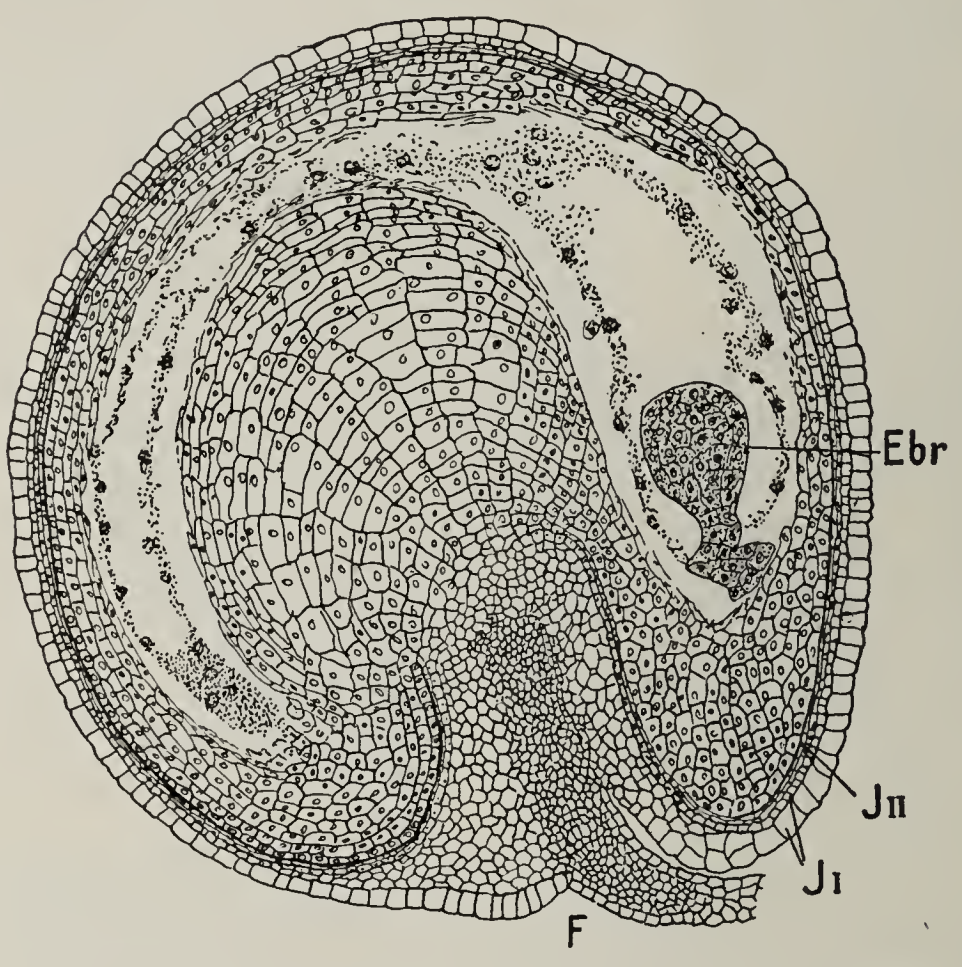



Fig. 19. Zweites Stadium der Samenentwicklung von Atriplex hortensis. *JI* äußeres, *JII* inneres Integument; *F* Funikulus; *Ebr* Embryo. Durchmesser 0,1643 mm an breitester Stelle.

Bei der Entwicklung eines gelbbraunen Samens beginnt das innere Integument sein Wachstum einzustellen und sich zu desorganisieren (vgl. Fig. 19, in *JII* zu erkennen). Im weiteren Verlauf wird es zusammengedrückt (s. Fig. 20 in *JII*) und ist im ausgebildeten Samen gänzlich verschwunden. Das Außenintegument dagegen vergrößert seine äußere Zellage bedeutend (s. Fig. 19, 20 *JI*), während die innere nur langsam mitwächst. Doch da nur eine sehr schwache Verstärkung der Zellwände erfolgt, fallen beide Schichten zur Reifezeit, jedenfalls infolge von großem Wasserverlust ziemlich zusammen und bilden immerhin einen genügend wirksamen Schutz für die Innengewebe. Die Perispermbildung erreicht eine weitgehende Ausdehnung. Der Embryosack verdrängt fast das ganze peripher gelegene alte

Nuzellusgewebe, in Fig. 20 finden sich nur noch wenige dieser mit *N* bezeichneten Zellen. Beim ausgereiften Samen endlich verschwinden sie bis auf eine Kappe, die das Wurzelende ein Stück weit, gewöhnlich in einer zwei Zellagen dicken Scheide, umgeben. Eine ähnliche Kappe gibt Gibbs[1]) bei den verwandten Alsinoideen an.

Eine andere Ausgestaltung gibt sich zu erkennen, wenn ein schwarzer Samen gebildet wird, doch ist bei seinen beiden Formen kein wesentlicher Unterschied hierin zu konstatieren. Es bleiben vor allem die beiden Schichten des inneren Integumentes erhalten. Das äußere Integument gewinnt in seiner Außenlage ein ganz anderes Aussehen. Große Mengen von Verdickungsstoffen werden hier schichtenweise eingelagert, so daß im fertigen Zustand ein Bild wie in Fig. 22*4*

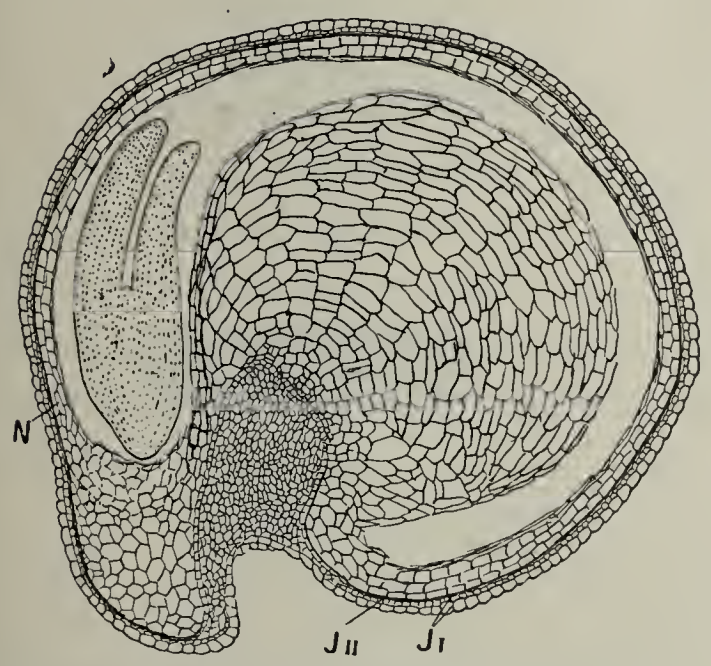



Fig. 20. Drittes Stadium der Samenentwicklung (der gelben Samen) von Atriplex hortensis L. *JI* äußeres, *JII* inneres Integument; *N* Rest alter Nuzelluszellen. Durchmesser 0,3428 mm an breitester Stelle.

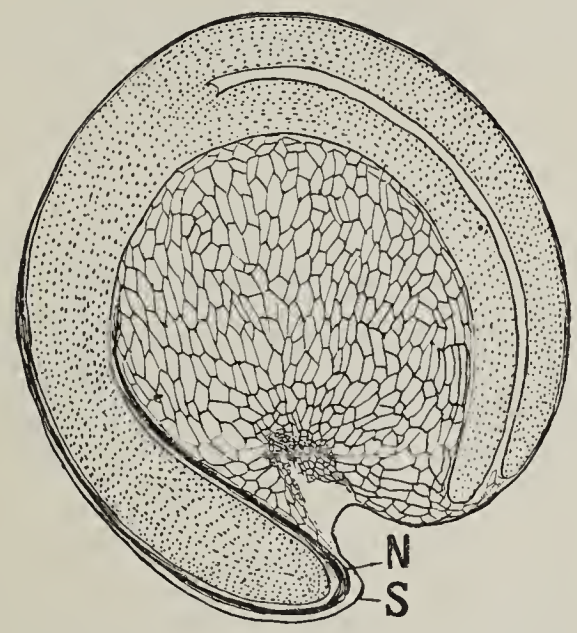



Fig. 21. Schnitt durch den fast reifen gelben Samen von Atriplex hortensis L. *N* Nuzelluskappe; *S* Samenschale.

entsteht. Über diese Schalenverdickungen, die bei den schwarzen Samen der Chenopodiaceen allgemein vorkommen, hat Meunier[2]) ausführliche Schilderungen und Abbildungen gegeben. Noch eine weitere Verstärkung erleidet die innerste Zellschicht (s. Fig. 22*4*, *JIIb*), die dazwischen liegenden werden komprimiert. Leider fehlten die Stadien, die genau den Eintritt der Verdickung zeigen konnten. (Später sollen noch diesbezügliche Untersuchungen vorgenommen werden.) Andererseits ist es auch schlecht möglich schon bei geringen Verdickungen

1) Gibbs, Notes on the development and structur of the seed in the Alsinoideae. Annals of Botany, Vol. XXI, pag. 25.

2) Meunier, Les téguments séminaux des Cyclospernées. In: La Cellule, T. VI, fasc. 2, pag. 299—394.

noch Mikrotomschnitte, aus denen man allein ein klares Bild gewinnen kann, herzustellen, da sofort ein Ausspringen aus dem Paraffin erfolgt. Die Perispermbildung ist hier eine lange nicht so intensive, was schon daraus hervorgeht, daß die schwarzen Samen nur ungefähr halb soviel wiegen, wie die gelbbraunen (vgl. Gewichtstabelle pag. 73). Sie hört auf oder wird wenigstens eingeschränkt, sobald die Verdickungsschichten in der Samenschale zur Ablagerung gelangen.

Da nur eine allen Formen gemeinsame Anlage zugrunde liegt, so müssen gewisse Faktoren vorhanden sein, die nach dieser oder jener Richtung bestimmend eingreifen. Dafür ist vor allem die Ernährung verantwortlich zu machen.

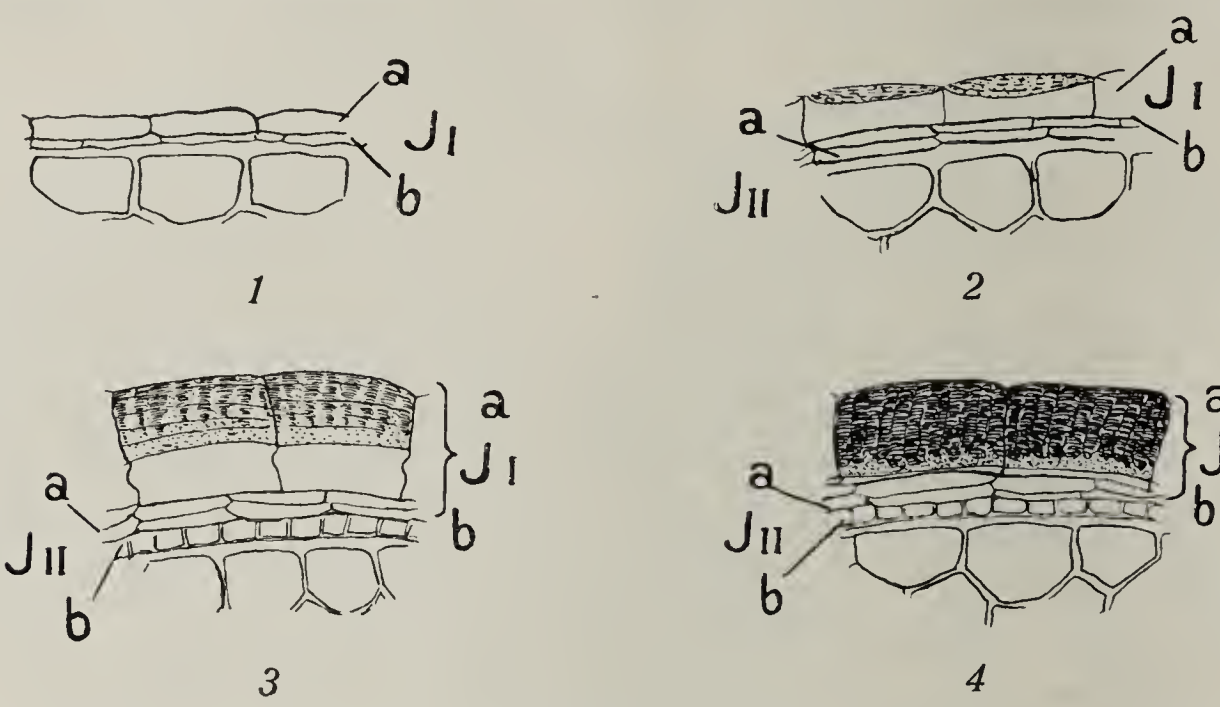



Fig. 22, *1—4*. Vergr. ca. 200. *JI* äußeres, *JII* inneres Integument. *1* Atriplex hortensis; Schnitt durch die gelbbraune Samenschale. *2* und *3* Atriplex hortensis; Schnitte durch die Samenschalen von Übergangsformen. *4* Atriplex hortensis; Schnitt durch die schwarze Samenschale.

Jetzt dürften die Zwischenformen auch völlig klar sein, da es wohl vorkommen kann, daß infolge von unregelmäßiger Ernährung im plastischen Stadium der Samenentwicklung eine Neigung einmal zur gelben, dann wieder zur schwarzen Form oder umgekehrt vorhanden sein könnte, was sich in der Bildung der Samenschale und des Perisperms äußert. Jedenfalls wird aber solch ein Ernährungswechsel ziemlich selten auftreten, was aus den selten zu findenden Zwischenformen hervorgeht. Man darf auch wohl annehmen, daß das plastische Stadium ein schnell vorübergehendes ist; ist daher einmal die Entwicklung nach einer bestimmten Richtung entweder zur schwarzen oder zur gelbbraunen Form eingeleitet, so wird sie schwerlich noch umschlagen, sondern die Ernährung kann dann nur noch die Größe des

Samens bestimmen, diese schwankt recht bedeutend (vgl. die Gewichtstabelle pag. 79).

In Fig. 22 *2* und *3* sind Schnitte durch die Samenschalen der Übergangsformen abgebildet. In *2* ist eine solche von der vorhin (pag. 70 u. 71) unter 3 angeführten Zwischenform wiedergegeben. Der Samen ist genau dem gelben ähnlich, nur dunkler gefärbt, was eben durch die der äußeren Integumentschicht *J Ia* eingelagerte Verdickungsschicht bewirkt wird. Infolge der Versteifung sind auch die Zellen nicht zusammengefallen. Das eben angeführte Beispiel zeigt deutlich, was den Bau der Samenschale anbetrifft, eine Vermittlung zwischen beiden üblichen Ausgestaltungen.

Weniger ist dies bei Zwischenformen der Fall, die oben unter 1 und 2 angeführt wurden, da sie sich ziemlich gleich verhalten, genügt die Abbildung *c* für beide. Hier hat gewissermaßen bei dem Ablagerungsprozeß ein frühes Aufhören stattgefunden, da die äußere Lage im Vergleich zu *4* nur wenig verdickt ist, deshalb hat ihre Farbe auch einen mehr ins rötlichbraune gehenden Ton, da nicht alles Licht absorbiert wird, wie dies bei den schwarzen Samen der Fall ist.

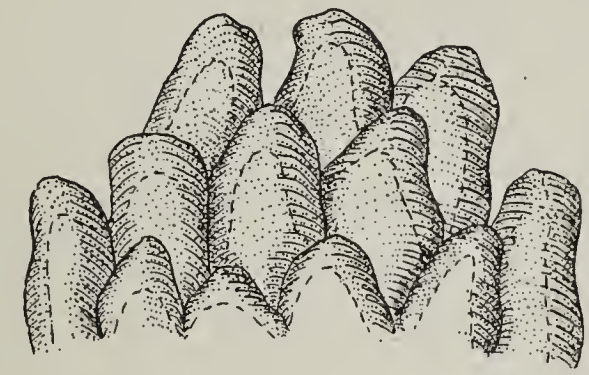


Fig. 23. Atriplex hortensis. Kappe aus papillenartigen Zellen zum Schutze des Würzelchens des gelbbraunen Samens. Stark vergrößert.

Erwähnt soll noch werden, daß zum Schutze des Würzelchens bei dem gelbbraunen Samen eine Kappe aus papillenartig vorgewölbten Zellen vorhanden ist, deren Wände nach der Außenseite stark verstärkt sind. In der Fig. 23 ist dies durch Punktierung angedeutet. Wo die Zellen aber gegeneinander grenzen, unterbleibt eine Verdickung. Die Kappe wird bei der Keimung durch Reißen des darunter liegenden dünneren Zellengewebes abgehoben. Ebenfalls eine papillöse Vorwölbung der Zellen sieht man auch an entsprechender Stelle bei den schwarzen Samen, nur nicht so stark ausgeprägt. Ihre Verdickung ist dieselbe wie bei den anderen Zellen.

Es wurde oben erwähnt, daß die Form und Farbe des Samens abhängig ist von den ihm zu Gebote stehenden Nährstoffen. Dies wurde bisher noch nicht beobachtet, man suchte vielmehr, allerdings vergeblich, aus ihrer Stellung an den Zweigen hierfür nach einer Erklärung. So sagt u. a. Becker in seiner Arbeit: „Hinsichtlich der Stellung der dreierlei aus fünf (!) verschiedenen Blüten hervorgegangenen Samen an den Zweigen der Atr. hortensis bzw. nitens bin ich zu

keinem genauen Ergebnis gekommen.“ Dies ist nach dem eben angeführten auch ganz unmöglich. Bevor über das Gesagte Beweise angeführt werden, soll noch zuvor über die Keimung einiges bemerkt werden.

Es sind schon wiederholt Versuche darüber angestellt worden, und zwar die ersten im Jahre 1856 (vgl. pag. 68) von Clos, der ein leichtes Keimen für die gelbbraunen Samen beobachtete, aber die schwarzen für keimunfähig hält. Eine Erklärung wird sich im weiteren Verlaufe für seine Meinung ergeben. Pons[1]) schreibt: „Per quante prove io abbia fatte i semi neri e piccoli non germoglierono mai!“ Bei Pavolini[2]) steht sogar, daß ihnen der Embryo fehle. Lubbok[3]) berichtet nur kurz über einen Keimungsunterschied der gelben und schwarzen Samen. Weitgehende Versuche hat erst Becker[4]) angestellt. Auch von mir wurden solche vorgenommen, die ich aber bald, als mir die Arbeit Becker's bekannt wurde, etwas in den Hintergrund stellte. Es sollen einige ergänzende Beobachtungen angeführt werden.

So kann man bei frisch eingeernteten gelbbraunen Samen die Bemerkung machen, daß in der Keimfähigkeit dieser gegenüber älteren kein Unterschied liegt und auch nur ein unmerklicher in der Geschwindigkeit. Die ersten frischen Samen keimten nur ungefähr einen Tag später. Anders aber ist es bei den schwarzen Formen. Hier rühren sich die frischen überhaupt nicht. 100 Samen liegen schon seit August 3 Monate lang auf feuchtem Fließpapier ohne zu keimen, mit Ausnahme von dreien, die infolge starker Verletzung der Schale nach einigen Wochen austrieben. Die schwarzen Samen bedürfen also einer längeren Ruhezeit. Auch der Reiz, der durch die Verletzung herbeigeführt wurde, wirkte bei frischen im Vergleich zu älteren Samen recht langsam, welche letzteren durch gewaltsame Sprengung der Samenschale große Keimbeschleunigung erfahren. Es ist also nicht nur die stark verdickte Samenschale Schuld an der langsamen Keimung den gelben gegenüber, sondern auch das Stadium der Ausreifung.

Nun kommt aber noch etwas ganz Wesentliches in Betracht, und das ist ein erheblicher Unterschied, der sich bei den schwarzen Samen erweist, wenn sie zur Keimung auf Fließpapier ausgelegt waren oder

---

1) Pons, Primo contributo per una rivista critica delle spec. ital. del. gen. Atriplex. Nuova Giornale bot. ital. 1912, T. IX, pag. 405.

2) Pavolini, Contributo allo studio della eterocarpia. Estr. dal. Bull. d. Soc. bot. ital. 1910, pag. 140.

3) Lubbok, On seedlings, Vol. II, pag. 426.

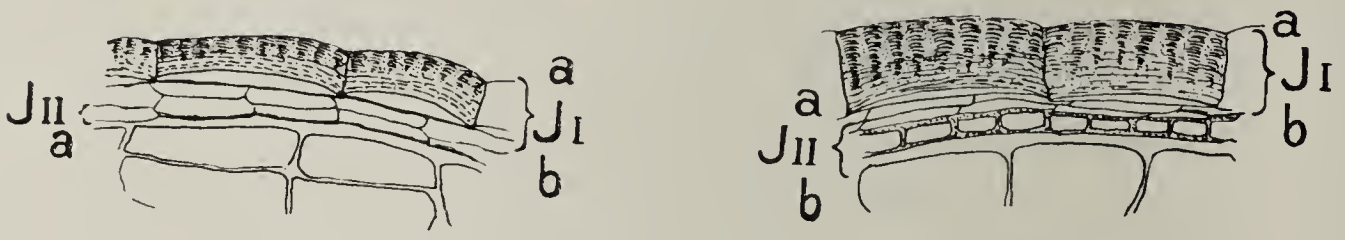
4) Becker, a. a. O. pag. 111.

in die Erde gesät. Über letzteres findet man bei Becker nichts, es entspricht doch allein dem Zustand in der Natur. Bevor dies ausgeführt werden wird, soll noch auf die beiden schwarzen Formen bezüglich der Keimung aufmerksam gemacht werden. Meine Versuche bestätigen Beckers Beobachtung, daß die etwas größeren linsenförmigen, an den Beisprossen entstandenen Samen besser und schneller austreiben als die mehr rundlichen aus den Dichasialblüten hervorgegangenen. Dies ist insofern eigenartig, als wir gesehen haben, daß in ihrer Ausbildung kein merklicher Unterschied besteht. Ein durchschnittlich etwas größeres Gewicht der ersteren dürfte dadurch verursacht sein, daß ihnen, als an Beisprossen gebildet, etwas günstigere Ernährungsbedingungen zustanden, als den in den eigentlichen Dichasialblüten meist zu mehreren gebildeten Samen. Sind doch die Beisprosse direkt, wie oben gezeigt (vgl. pag. 57), an die Hauptzuleitung der Nährstoffe angeschlossen. Die verschiedene Geschwindigkeit in der Keimung kann vielleicht darauf beruhen, daß die linsenförmigen dem Wasserzutritt eine etwas größere Oberfläche darbieten als die anderen mehr rundlichen. Wohl aber können auch innere Ursachen maßgebend sein. Verletzt man die Samenschale beider Formen, so keimen sie, wie auch Becker beobachtet hat, ziemlich gleich schnell.

Sät man nun schwarze Samen in die Erde, so bekommt man von denen auf Fließpapier ausgelegten große Keimungsunterschiede. Hundert Samen wurden ins freie Land ausgelegt und es keimten in diesem Jahre (1912) davon nur sechs. Von 50 Ende des Winters dieses Jahres in einen Topf gesteckten Samen zeigten sich überhaupt keine Keimlinge, auch nicht im Laufe des Sommers. Die merkwürdigen Umstände könnten folgendes vermuten lassen: Die Keimung der schwarzen Samen ist in hohem Grade von der Feuchtigkeit und auch von der Temperatur abhängig. Betrachten wir daraufhin den ersten Versuch, so wird man finden, daß wohl die erste Forderung gerade in diesem feuchten Sommer hinreichend erfüllt war — und trotzdem ein so schlechtes Keimergebnis! (vielleicht war die Schale der sechs gekeimten Samen verletzt). Dies beruht aber wieder auf der geringen Wasserdurchlässigkeit der stark verdickten Samenschale und der nicht tiefen Lage der Samen unter der Bodenoberfläche. Hier trocknet die Erde schnell wieder aus und damit auch der Samen und dieser fortwährende Wechsel von feucht und trocken veranlaßt keine Keimung. Dies zeigt gut der oben erwähnte zweite Versuch. Der Topf wurde in ein geheiztes Haus gestellt, aber nur morgens begossen, so daß die Erde bald wieder trocken war: es keimten überkaupt keine Samen. Jedoch in einem Topf, dessen

Erde bei gleichmäßiger Feuchtigkeit gehalten wurde und unter denselben Bedingungen, wie der vorige Versuch, stand, kamen von 50 Samen bald 18 Pflänzchen zum Vorschein. Genauere Resultate können erst bei späteren noch zu machenden größeren Versuchsanstellungen nach der angegebenen Richtung hin erlangt werden. Die Mißerfolge bei den vorhin (pag. 68) erwähnten Keimversuchen von Clos und Pavolini finden aus dem Gesagten eine Erklärung. Die Zeit, die Clos z. B. für seine diesbezüglichen Keimversuche angibt, ist eine zu kurze.

Bei einer Betrachtung der teleologischen Bedeutung der Formenverschiedenheit der Samen kommt man leicht zu dem Resultat, daß wenigstens in unserem Klima die Produktion von gelben Samen für die Ausbreitung der Pflanze unter Umständen nicht von Vorteil sein kann. So sah ich in den wenigen warmen Herbsttagen hier im Garten, eben infolge ihrer leichten Keimbarkeit eine große Anzahl ausgetrieben. Bei uns kann aber in diesem Zustand kein Überwintern stattfinden, der




*1* *2*

Fig. 24, *1* u. *2*. Atriplex littoralis. Schnitte durch die beiden verschiedenen Samenschalen. *JI* äußeres, *JII* inneres Integument. Vergr. ca. 200.

Frost zerstört die Pflänzchen sofort. Da sind denn die schwarzen Samen für die Erhaltung und Ausbreitung der Art von großem Vorteil, da diese wohl einige Jahre lang in der Erde ihre Keimfähigheit behalten und erst reichlich nach Verwitterung der harten Schale keimen. Dies wird aber den Umständen nach verschieden schnell vor sich gehen, so daß für die Erhaltung der Art gut gesorgt ist. Die in großen Mengen hervorgebrachten gelbbraunen Samen sorgen indessen für eine schnelle und reichliche Verbreitung. Wie sich bei der Erdkeimung die beiden schwarzen Formen verhalten, soll ebenfalls durch spätere Versuche ermittelt werden, jedenfalls werden auch hier die linsenförmigen relativ früher austreiben.

Einige Mitteilungen über Atriplex littoralis sollen angeschlossen werden. Diese Spezies hat nur zwei verschiedene Fruchtformen. Eine dritte fällt hier fort, da die eigentlichen Dichasialblüten alle nur ♂ sind. Ob diese durch geeignete Eingriffe auch fruchtbar werden können,

wäre möglich (vgl. oben gesagtes pag. 59). Hier ist das Größenverhältnis der Samen ungefähr dasselbe wie bei Atr. hortensis, aber der Bau der Schale ist bei den Samen die den gelbbraunen entsprechenden wesentlich anders. Es sind, wie in Fig. 24 *1* zu sehen ist, in der äußersten Zellage ziemlich viel Verdickungsmassen eingelagert, aber im Vergleich zu *2 b*, welche Zeichnung die Verhältnisse bei der schwarzen Form bringt, doch weniger stark, auch fehlt jenen die innere Verstärkungsschicht *J II b*, die vielleicht wesentlich für Wasserdurchlässigkeit in Betracht gezogen werden dürfte. Bei den Keimungsversuchen zeigte sich, daß die großen schwarzbraunen Samen, wenn auch erst später, als die entsprechenden gelben von Atr. hortensis, frisch oder alt reichlich keimten. Die Verzögerung tritt hier nur durch die stärkere Samenschale ein. Die schwarzen verhalten sich genau wie die von Atr. hortensis. Frische auf Fließpapier ausgelegte rühren sich schon ebenfalls von August ab 3 Monate lang nicht.

Jetzt zurück zu Atr. hortensis: Die Samen enthalten verschieden viel Nährmaterial gespeichert, wie aus einem Gewichtsvergleich zu ersehen ist. Die hier gemachten Angaben stimmen mit denen Becker's nicht überein, die Zahlen sind nur wenig mehr als halb so groß, was sich aber leicht aus der Verschiedenheit der Individuen erklärt, die je nach schwächerer oder stärkerer Ausbildung auch in der Samengröße beträchtlich variieren. Doch stehen die Zahlen mit den von Becker angeführten in demselben Verhältnis zueinander.

Folgende Gewichte der Samen wurden gefunden (in mg angegeben):

| | Mittel aus 100 | der größte: Mittel aus 3 | der kleinste: Mittel aus 3 |
|---|---|---|---|
| 1. gelbbraune . . . . . | 275 | 533 | 100 |
| 2. schwarz, wie bei Chenop. . | 130 | 133 | 93 |
| 3. schwarz, linsenförmig . . | 178 | 233 | 93 |

Die verschieden großen Mengen gespeicherter Reservestoffe müssen auch bei den jungen Pflanzen zum Ausdruck kommen. Es wurden je 100 Keimpflänzchen, aus gelben und schwarzen (unter 2. angegeben) Samen hervorgegangen, in einen Kasten mit guter Erde gesteckt. Umstehende Photographie (Fig. 25) stellt den Habitus der jungen Pflänzchen, wie sie ihn nach ca. 6 Wochen zeigten, dar. Man bemerkt im Durchschnitt eine deutliche Größendifferenz zwischen den Pflanzen aus gelben Samen — links — und aus schwarzen — rechts. Solche

von schwarzen linsenförmigen Samen stehen ungefähr in der Mitte. Derselbe Versuch, aber mit nährstoffarmer Sanderde, zeigte ein noch stärkeres Überwiegen der aus gelben Samen hervorgegangenen Pflanzen. Die Differenz wird die ganze Vegetationsperiode über auch bezüglich der Fruchtbildung beibehalten. Über Resultate von letzterer vergleiche die Tabellen, die unter Versuch 3 und 4 angeführt sind (pag. 82 u. 83).

## Versuche mit Atr. hortensis, um darzutun, daß die Bildung der verschiedenen Samen wesentlich von der Ernährung abhängig ist.

Voran soll noch einmal betont werden, daß aus der Stellung der Samen an den Zweigen kein Schluß auf ihre Ausbildung gezogen

Fig. 25. Atriplex hortensis L. Keimlinge, links aus gelben Samen, rechts aus schwarzen Samen erwachsen.

werden kann. Nachfolgende Versuche beweisen, wie unter verschiedenen Kulturbedingungen und durch verschiedene Eingriffe die Samenbildung beeinflußt wird.

Versuch 1: Eine größere Zahl von angekeimten gelben und schwarzen Samen wurde auf gutem Boden im Freien in genügender Entfernung voneinander ausgesät. Die Unterschiede, die man bei den aus verschiedenen Formen hervorgegangenen Pflanzen findet (vgl. oben), kommen bei einer geringen Zahl wenig in Betracht, zumal nicht bei guten Ernährungsbedingungen. Die Pflanzen erreichten eine Höhe von fast 2 m. Es wurden reichlich Dichasien und Beisprosse gebildet. die (♀) Blüten schienen zu überwiegen, genaues ließ sich aber

bei der großen Zahl schlecht feststellen. An Samen wurde in den Dichasien selten mehr als einer ausgebildet und dieser war, da reichlich Nahrung zu Gebote stand, gelb, natürlich auch alle Beisproßsamen. An 10 daraufhin geprüften Pflanzen fanden sich überall die gleichen Verhältnisse, schwarze Samen waren nur hier und da zu bemerken, an drei Pflanzen war überhaupt nicht einer. Zahlenverhältnisse hier anzuführen würde nicht sonderlich instruktiv sein, ganz abgesehen von der großen Mühe, die es machen würde, bei 10 Pflanzen die Samen auszuzählen, man würde sehr viele Tausende finden. Jedenfalls geht aus dem Versuch hervor, daß bei den günstigsten Ernährungsbedingungen fast nur gelbe Samen auftreten.

Dies ändert sich sofort, wenn nur scheinbar geringe Abweichungen vorgenommen werden, wie dies in folgendem Versuch geschehen ist.

Versuch 2: Es wurden nur im Vergleich zu 1 die Keimpflänzchen dichter gesteckt, so daß sie sich gegenseitig in der Ernährung beeinträchtigen. Die Folge davon war ein Auftreten von schwarzen Samen in ziemlicher Anzahl im Perigon und auch zwischen den Vorblättern, wenn auch genug gelbe Samen selbst noch im Perigon ausgebildet wurden. Es liegt dies natürlich an den Pflanzen, die sicher durch irgendwelche Umstände diese oder jene Blüte mehr begünstigen. Immerhin ist, im ganzen betrachtet, eine Reaktion erfolgt.

Versuch 3: Die Pflanzen, die Fig. 25 zeigt, wurden in dem Kasten mit guter Erde belassen, also, wie ersichtlich, bei sehr gedrängter Stellung. Die hervorgebrachten Samen sind in folgenden Tabellen zusammengestellt. Die erste gibt dieselben an von Pflanzen gelber, die andere von solchen schwarzer Abstammung.

Es bedeutet:

1. 5 P— = 5-blätteriges Perigon, horizontale Stellung des Samens,
2. 5 P/ = 5-blätteriges Perigon, schräge Stellung des Samens,
3. 5 P | = 5-blätteriges Perigon, vertikale Stellung des Samens,
4. (♀) = Beisproß mit zwei Vorblättern [hier ist die Stellung des Samens stets vertikal, der schwarze ist linsenförmig].

(Siehe Tabelle 2 u. 3, pag. 82.)

Wie schon vorhin bemerkt, gehen aus gelben Samen kräftigerere Pflanzen und dementsprechend auch mehr Samen hervor als aus Pflanzen schwarzsamiger Abstammung. Die Ernährungsbedingungen sind in diesem Versuch im Vergleich zu 1 und 2 schon bedeutend verschlechtert, daher der merkliche Unterschied in der Samenzahl der beiden Tabellen, nämlich 744:459. Wenn man aus den angeführten Einzelpflanzen auch nicht

**Tabelle 2.** Samen.

| Pflanze Nr. | 1. schwarz | | | | 2. gelbbraun (♀) |
|---|---|---|---|---|---|
| | 5 P— | 5 P/ | 5 P \| | (♀) | |
| 1 | 122 | 4 | 12 | 12 | 21 |
| 2 | 45 | 2 | 6 | 10 | 5 |
| 3 | 37 | 1 | 4 | 6 | 2 |
| 4 | 71 | 6 | 10 | 28 | 20 |
| 5 | 28 | 1 | 2 | 8 | 4 |
| 6 | 53 | 3 | 5 | 17 | 11 |
| 7 | 8 | — | 2 | 1 | 17 |
| 8 | 26 | 1 | 3 | 2 | — |
| 9 | 40 | 3 | 6 | 3 | 17 |
| 10 | 36 | 1 | 4 | 18 | 5 |
| Summe: | 466 | 22 | 54 | 105 | 102 |

**Tabelle 3.** Samen.

| Pflanze Nr. | 1. schwarz | | | | 2. gelbbraun (♀) |
|---|---|---|---|---|---|
| | 5 P— | 5 P/ | 5 P \| | (♀) | |
| 1 | 21 | — | 1 | 7 | 5 |
| 2 | 35 | 2 | 4 | 13 | 1 |
| 3 | 14 | 1 | 2 | 7 | 10 |
| 4 | 50 | 3 | 7 | 15 | 5 |
| 5 | 26 | 2 | 6 | 7 | 2 |
| 6 | 24 | 1 | 4 | 4 | 2 |
| 7 | 18 | 1 | 2 | 10 | 3 |
| 8 | 30 | 1 | 1 | 12 | 2 |
| 9 | 28 | 2 | 4 | 8 | — |
| 10 | 27 | — | 5 | 12 | 2 |
| Summe: | 273 | 13 | 36 | 95 | 32 |

zu viel schließen darf, da ihr ganzer Habitus wesentlich die Samenbildung beeinflußt, — was man aber schlecht in einer Tabelle ausdrücken kann — so steht, im ganzen genommen, doch fest, daß im Perigon keine gelben Samen mehr auftreten. Weiter wird auch die gelbe Form in den Vorblättern allmählich durch die schwarze ersetzt. Wie besonders bei Versuch 1 die Beisprosse hegünstigt zu sein schienen, werden es hier wohl die Dichasien. Man findet oft in letzteren drei Samen ausgebildet, die höchste überhaupt beobachtete Zahl. Die Verhältniszahlen von schwarzen und gelben Samen sind nach Tabelle 1, 647 : 102, nach Tabelle 2, 417 : 32. Man ersieht auch aus der Tabelle, daß das Auftreten von schrägen und vertikalen Samenstellungen keineswegs so selten ist.

Es resultiert also aus diesem Versuch, daß bei weiter zunehmender Verschlechterung der Ernährungsbedingungen ein starkes Hervor-

treten der schwarzen Samen und allmähliches Zurückweichen der gelben erfolgt.

In Versuch 4 sollen die Samenergebnisse von den auch schon vorhin erwähnten (vgl. pag. 80) je 100 gelb- und schwarzsamigen Nachkömmlingen, die im Kasten mit fast reinem Kies aufwuchsen, betrachtet werden. Wieder wurden je 10 Pflanzen herausgegriffen und in beiden folgenden Tabellen zusammengestellt.

**Tabelle 4.** Samen.

| Pflanze Nr. | schwarz | | | | gelbbraun | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 5 P— | 5 P/ | 5 P \| | (♀) | (♀) | 5 P— |
| 1 | 1 | — | — | 2 | 5 | — |
| 2 | 7 | — | 1 | 5 | 2 | — |
| 3 | 6 | 1 | 2 | 4 | — | — |
| 4 | 15 | — | 2 | 5 | 1 | — |
| 5 | — | — | — | — | — | 2 |
| 6 | 8 | — | — | — | — | — |
| 7 | — | — | — | — | 3 | — |
| 8 | 9 | — | 1 | 6 | — | — |
| 9 | 12 | — | 2 | 4 | — | — |
| 10 | 4 | 1 | — | 1 | 1 | — |
| Summe: | 62 | 2 | 8 | 27 | 12 | 2 |

**Tabelle 5.** Samen.

| Pflanze Nr. | schwarz | | | | gelbbraun | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 5 P— | 5 P/ | 5 P \| | (♀) | (♀) | 5 P— |
| 1 | 1 | — | — | 2 | 1 | — |
| 2 | 3 | — | — | 1 | — | — |
| 3 | 9 | — | 1 | 4 | 2 | — |
| 4 | — | — | — | — | — | 1 |
| 5 | 4 | — | — | 3 | — | — |
| 6 | 3 | — | — | 2 | — | — |
| 7 | 1 | — | — | — | 4 | — |
| 8 | 1 | — | — | 1 | — | 1 |
| 9 | 11 | — | — | 3 | — | — |
| 10 | 6 | — | — | 2 | — | — |
| Summe: | 39 | — | 1 | 18 | 7 | 2 |

Aus diesen Tabellen geht nun ein noch weiteres Verdrängtwerden der gelben Samen hervor, in 1) sind es von diesen 14 gegenüber 99 schwarzen und in 2) 9:57. Da man besonders bezüglich der Bestäubung in solchen schlecht ernährten Kulturen nicht für alle Pflanzen die gleichen Verhältnisse schaffen kann, da so wenig Pollen gebildet wird und jede einzelne Blüte schlecht künstlich zu befruchten ist, so

kommt es leicht vor, daß, wie in Tabelle 1 z. B., unter 5) nur zwei Blüten befruchtet wurden, deren Samen durch die ihnen jetzt allein zu Gebote stehenden Nährstoffe im 5-blätterigen Perigon gelb wurden, ein recht deutliches Ergebnis für das zu beweisende — und so könnte man bei der Durchsicht der Tabellen noch ähnliche Fälle finden (vgl. Versuch 6).

Jedenfalls resultiert aus diesem Versuch, daß unter den schlechtesten Ernährungsbedingungen (weiter wie in diesem Versuch kann man es nicht treiben, denn dann gehen die Pflanzen schnell zugrunde) ein noch weiteres Hervortreten der schwarzen Form und ein Rückgang der gelben bis zum Verschwinden stattfindet.

Weiter sollen etwas speziellere Versuche besprochen werden, die infolge von Eingriffen das Geforderte beweisen sollen. Um eine bequeme Handhabung zu ermöglichen, wurden Topfkulturen verwendet. Zur Beschaffung von frühem Experimentiermaterial war es nötig, die Kulturen in ein (nicht geheiztes) Gewächshaus zu stellen, in dem sie schnell heranwuchsen.

Versuch 5: An einigen Pflanzen wurden sämtliche Dichasialblüten entfernt; es traten dann niemals an den Beisporen schwarze Samen auf, was ja leicht erklärlich ist, da ihnen jetzt alle verfügbaren Nährstoffe zukamen.

Versuch 6: Im Gegensatz zum vorigen Versuch wurden nun alle Beisprosse frühzeitig abgeschnitten. Sofort war ein großes Auftreten von gelben Samen bemerkbar, nur an schwächeren Ästen fanden sich noch einige schwarze. Verband man aber mit dem Entfernen der Beisprosse auch ein Zurückschneiden der Zweige, was sich stets zur besseren Übersicht empfiehlt, so traten keine schwarzen Samen mehr auf. Es standen also nunmehr die ganzen Nährstoffe den Dichasialblüten zur Verfügung, die darauf mit gelben Samen reagierten.

Versuch 7: Dieser soll den Einwand zerstreuen, den man machen könnte, indem man sagte, es wäre möglich, daß es Rassen gebe, von denen die einen mehr zu der gelben, andere mehr zu der schwarzen Samenausbildung neigen. Es wurde ein Steckling von einer Pflanze gemacht, der unter einer Glasglocke sich gut bewurzelte und auch gut zur Entwicklung kam. Aus den Achselknospen der beiden Blätter (als Steckling wurde ein Blattwirtel benutzt) entwickelten sich ansehnliche Zweige mit Dichasial- und Beisproßblüten, die letzteren blieben aber, da sie stark proterogyn sind und die ♂ Organe noch nicht zum Stäuben reif waren, unbefruchtet. Es zeigten sich nun in sämtlichen Perigonhüllen nur gelbe Samen, wieder infolge der ihnen jetzt allein zustehenden

Nährstoffe. Ein Vergleich mit der Mutterpflanze ergab, daß diese normalerweise alle Samenformen besaß.

Versuch 8 endlich lieferte die schon vielfach im ersten Teil verwendeten Resultate. Es wurde an einigen sehr kräftigen Pflanzen der Hauptsproß in einiger Entfernung vom Erdboden abgeschnitten. In Fig. 26 ist *St* der dürre Stumpf desselben. Weiter erfolgte ein Kappen in der linken Blattachse von Sproß I u. II, in der rechten nur von Sproß I (vgl. Fig. 4). Infolge der nun den anderen Sproßanlagen zu Gebote stehenden reichlichen Nahrung wuchsen einerseits Sproß III u. IV, andererseits nur II u. III aus. Hieran fanden sich alle Übergangsformen von Blättern zu Vorblättern (vgl. pag. 58). Die Vorblätter wurden fertil, zeigten Dichasialanlagen (vgl. pag. 59), es entwickelten sich auch reichlich Beisproßblüten, wie alles schon oben besprochen. Was nun die Samen anbetrifft, so waren sie, wie auch zu erwarten war, gelb.

Fig. 26. Atriplex hortensis. Operativer Eingriff. (Näheres im Text.)

**Noch einige kleine Beobachtungen und Versuche besonders betreffs Atriplex hortensis.**

Zunächst soll einiges über die Befruchtung gesagt werden. Angesichts der vielen Samen könnte man auf den Gedanken kommen, daß vielleicht Parthenogenesis vorliegen könnte. Um dies zu prüfen, wurden einige kastrierte Pflanzen unter einer Glasglocke gezogen, die aber nicht einen Samen lieferten. Volkens[1]) meint, daß Atriplex mehr auf Tier- als auf Windbestäubung angewiesen sei. Hierzu einige Beobachtungen: Sicherlich wird der Pollen auch von den stets zu findenden Tieren übertragen, aber dies dürfte wohl nur von untergeordneter Bedeutung sein, was daraus hervorgeht, daß bei den Beisproßblüten, die sich oft weit vor der Reife der ♂ Organe befruchtungsfähig zeigen, diese, wenn letztere stäuben, bereits befruchtet sind. Tiere dürften hier

nicht von einer anderen Pflanze her den Pollen übertragen haben, da es sich unter diesen meist um ungeflügelte — besonders Blattläuse — handelt, die aber wenig umherwandern. Windbestäubung ist bei den meist gesellig wachsenden Pflanzen daher wohl die verbreitetste. Blattläuse brachten einem beträchtlichen Teil der Kulturen, im Freien sowohl wie im Gewächshaus, den Untergang. Neben diesen richtete eine besonders im Haus auftretende Minierlarve fast die ganzen noch übrigen Kulturen zugrunde, glücklicherweise waren aber die wertvollsten Beobachtungen schon gemacht.

Pollenschläuche wurden wiederholt auf Schnitten in der Umgebung der Mikropyle gesehen, aber mit völliger Sicherheit konnte kein Ein-

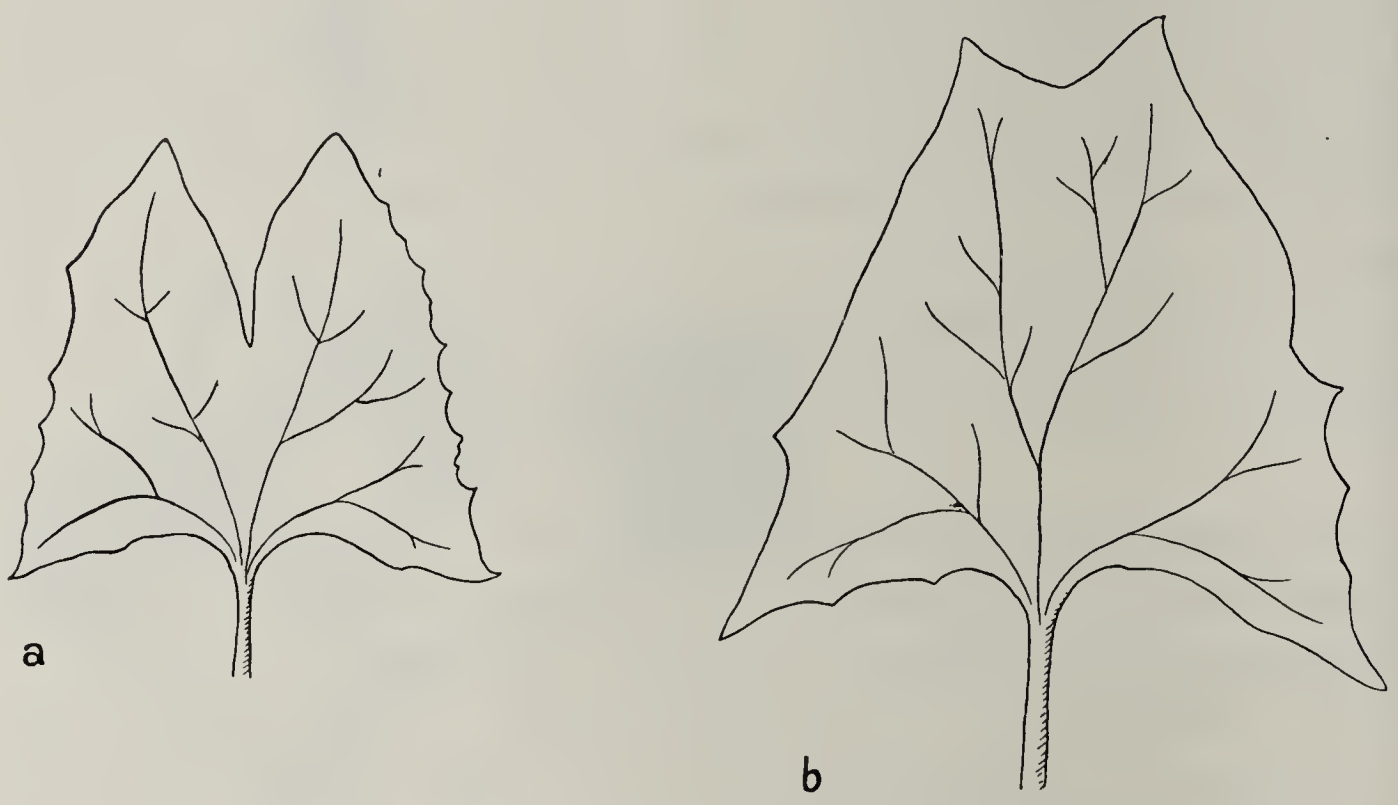



Fig. 27 *a* u. *b*. Atriplex hortensis. Geteilte Blätter.

dringen in diese festgestellt werden. Andeutungen zur Chalazogamie wurde indessen niemals beobachtet.

Gelegentlich wurden statt zweizähliger Blattwirtel dreizählige gefunden. Zu diesen leiten die beiden nebenstehenden Abbildungen von Blättern über. In Fig. 27 *a* ist eine Spaltung der Hauptader am Blattstiel zu erkennen, während in dem entsprechenden Blatt im darüberliegenden Wirtel (*b*) dieselbe erst in der Mitte erfolgt. Weiter oberhalb traten nur gewöhnliche Blätter auf.

Bekanntlich kommt Atriplex hortensis in verschieden gefärbten Varietäten vor. Grün bis tief dunkelrot. Es wurde nun ein Auge von einer roten Pflanze auf eine grüne und umgekehrt von einer grünen auf eine rote okuliert.

Sie wuchsen an und trieben bald gut aus, aber von der Unterlage wurde nichts angenommen. Das Anthocyan, welches auch in den unter der Epidermis gelegenen Zellen vorhanden ist, zeigte sich nicht in den Zellen des grünen Sprosses.

Endlich sei noch einiges über die Vermehrung durch Stecklinge gesagt. Diese macht man am besten, indem man ein zwischen zwei Internodien gelegenes Sproßstück einsetzt. Es erfolgt ein gutes Bewurzeln und Austreiben der blattachselständigen Sproßanlagen. Blattstecklinge regenerierten zwar die Wurzeln, aber nirgends konnte — auch nicht durch Verletzung — ein Austreiben von Sprossen veranlaßt werden. Das Überwintern der Pflanze durch Stecklinge gelang ebenfalls nicht, doch war ein solches bei Chenopodium ambrosioides erfolgreich. Diese Pflanze ist auch einjährig; im Herbst ins Gewächshaus gestellt, gingen die Pflanzen bald ein. Stecklinge, wozu alle möglichen Sproßteile Verwendung fanden, wurden im Oktober in einen mäßig warmen Raum gebracht. Sie bewurzelten sich gut und reichlich. Im Januar erfolgte ein langsames Wachsen, die alten noch teilweise vorhandenen Blüten wurden abgestoßen. Später ins Freie und ins Kalthaus gepflanzt, entwickelten die Stecklinge sich zu großen Büschen, die die aus Samen hervorgegangenen bei weiten übertrafen.

Stecklinge von Chenopodium murale überwinterten auch, allerdings recht schwierig und trieben im Frühjahr nur ein paar kümmerliche Blüten, die auch einige Früchte ausbildeten.

## Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Als typische Blüte der Chenopodiaceen kann man die nach der 5-Zahl in allen Wirteln gebaute ansehen, aus der sich alle übrigen ableiten lassen, mit Berücksichtigung des Gesetzes der gleichmäßigen Verteilung im zur Verfügung stehenden Raum. Eichler's Erklärung jeder einzelnen Blütenform ist eine zu künstliche. Die Reduktion der Fruchtblätter geht bis zur 2-Zahl. Perigon und Andröceum können bis zum Schwinden reduziert werden, dabei zeigen sich im allgemeinen die Perigonblätter widerstandsfähiger als die Staubblätter.

2. Eine im Text beschriebene eigenartig ausgebildete Blüte ließe sich vielleicht als Stütze der von Wettstein'schen Theorie über die Entstehung der Angiospermenblüte verwenden.

3. Außer den gewöhnlich radiären Blüten kommen bei Corispermum nach der 5-Zahl dorsiventral gebaute vor, die ihrerseits auch bis zum Schwinden der Perigon- und Staubblätter (hier sind die Staubblätter widerstandsfähiger) reduziert werden können.

4. Goebel's Theorie der gepaarten Blattanlagen findet in den Stellungsverhältnissen der Chenopodiaceenblüten eine Stütze; einige Diagramme Eichler's, die dagegen sprechen, beruhen auf Irrtum.

5. Bei Atriplex hortensis sind die verschiedenen Fruchtformen wesentlich durch Ernährung bedingt, wie Experimente am Schlusse der Arbeit bestätigen, indessen um ganz sicher zu gehen, sollen später noch Versuche in größerem Umfange angestellt werden.

6. Für alle Fruchtformen existiert bei Atriplex hortensis eine gemeinsame Anlage bis zu einem bestimmten Stadium (plastisches Stadium), von dem aus, wesentlich durch die Ernährung bedingt, die endgültige Fruchtform sich entwickelt.

7. Es kommen Zwischenformen vor, die den Übergang von den gelben zu den schwarzen Früchten vermitteln, die jedenfalls durch Ernährungswechsel im plastischen Stadium entstanden sind.

8. Die Keimung der schwarzen Samen ist eine wesentlich andere, ob sie auf Fließpapier oder Sand geschieht, oder im Freien in der Erde. In der Letzteren keimen sie viel langsamer und nur unter günstigen Bedingungen (Feuchtigkeit, Wärme).

---

Vorliegende Arbeit wurde unter Leitung des Herrn Geh. Hofrats Prof. Dr. v. Goebel im Kgl. Pflanzenphysiol. Institut der Universität München ausgeführt, begonnen im W.-S. 1911/12.

Meinem hochverehrten Lehrer möchte ich an dieser Stelle für das große Interesse, welches er stets der Arbeit entgegenbrachte und für die gütigen Ratschläge herzlichst danken.

---

## Literaturverzeichnis.

1) Baillon, Bull. mens. de la Soc. Linéenne de Paris 1886 et 1887.
2) Becker, Über Keimung verschiedener Früchte und Samen bei derselben Spezies. Diss. Münster 1912.
3) Bentham u. Hooker, Genera Plant., T. III.
4) Clos, Les grains de l'Atriplex hortensis et leur germination. Bull. Soc. bot. de France 1857, T. IV.
5) Eichler, Blütendiagramme, Bd. II.
6) Fučskó, Über Polymorphismus und Keimfähigkeit der Samen von Atriplex. Mag. bot. lap. 1911 (nicht gesehen).

7) Gibbs, Notes on the Development and Structure of the Seed in the Alsinoideae. Annals of Bot., Vol. XXI.
8) Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen: 19. Über gepaarte Blattanlagen. Flora, N. F., Bd. III.
9) Ders., Festschrift für Wiesner, 1907.
10) Ders., Über Heterocarpie. Naturw. Wochenschr. 1911, N. F., Bd. X.
11) Hegelmaier, Untersuchungen über die Morphologie des dikotylen Endosperms. Nova acta d. Ksl. Leop. Carol. Acad. d. Naturf., T. XLIX.
12) Lange, Bidrag til belysning of Atriplex hortensis. Botan. Tidsskrift 1866.
13) Ders., Om de tre formede frøe hos. Atr. hort. Bot. Tidsskrift 1867—1868.
14) Lubbock, On Seedlings, Vol. II.
15) Meunier, Les téguments séminaux des Cyclospermées. La Cellule, T. VI, fasc. 2.
16) Müller, F. v., Fragm. phytol. Australiae.
17) Ders., Transact. phil. Instit. of Victoria.
18) Moquin, Salsolaceae in De Candolle, Prodr. XIII, 2.
19) Pavolini, Contributo allo studio della eterocarpia. Estr. dal. Bull. d. Soc. bot. ital. 1910.
20) Payer, Organogénie comparée de la fleur.
21) Pons, Primo contributo per una rivista critica delle specie ital. del. gen. Atriplex. Nuovo Giornale bot. ital. 1912, T. IX.
22) Scharlock, Über die dreifach gestalteten Samen der Atriplex nitens Schkuhr. Bot. Zeitung 1873, Bd. XXXI.
23) Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacea oleracea. Amsterdam 1910.
24) Volkens, Chenopodiaceen, in Engler-Prantl: Natürliche Pflanzenfam., III. Teil, Teil 1, Abt. a.
25) Warming, Referat über Lange's Arbeit. Flora 1869.
26) v. Wettstein, Handb. der syst. Botanik 1911.
27) Wydler, Zur Morphologie hauptsächlich der dichot. Blütenstände. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XI.

# Botanischer Garten in Nongko Djadjar bei Lawang [1] (Ost-Java).

Von **M. Buysman.**

Seitdem ich meine früheren Notizen (17. November 1911) geschrieben, ist fast ein ganzes Jahr verflossen. Die Dürre des vorigen Jahres ist weit hinter der Dürrperiode des jetzigen zurückgeblieben und obwohl es jetzt (13. Nov. 1912) in Strömen vom Himmel heruntergeht, so haben wir doch fast $5^1/_2$ Monate lang (vom 24. Mai bis zum 1. Nov.) keine Niederschläge gehabt, welche den Boden ordentlich durchnäßten. Die Dürre hat aber viele Pflanzen zur Blüte kommen lassen, woran ich früher niemals Blüten gesehen habe. Diese Spezies gehören fast alle in sehr trockene Gegenden; aber auch Pyrus Malus hat diesmal schon an drei Ästen geblüht und trägt eben jetzt eine Frucht, was hier noch nicht vorkam. Die Ruhezeit hat die Pflanze der Dürre zu verdanken. Wie ich soeben höre, gibt es bei Bandoeng, also weit niedriger als hier am Platze, wo die Seehöhe 1230 m beträgt, einen Obstgarten, wo Äpfel, Birnen, Pflaumen und Pfirsiche vollständig reife Früchte liefern sollen, allerdings gibt es hier eine Menge Pfirsichbäume, aus Samen erzogen, also wilde Pflanzen, welche das ganze Jahr hindurch Früchte tragen, aber, weil sie von wilden Exemplaren stammen, natürlich von sehr geringer Qualität. Dessenungeachtet geht aber doch daraus hervor, daß sich die Pflanze akklimatisieren kann, und auch das Blühen des Apfelbaumes ist ein Beweis dafür, daß solches hier möglich ist. Ich sehe nicht ein, weshalb eine Akklimatisierung der anderen europäischen Fruchtbäume, wenn Edelreiser aus Europa lebend hierher zu beschaffen wären, nicht möglich sein soll. Der betreffende blühende Apfelbaum ist seinerzeit aus Deutschland bezogen worden.

Bei den Kulturversuchen begegnet einem manchmal unerklärliches: So habe ich u. a. beobachtet, daß Gelsemium nitidum, aus Florida und Solandra grandiflora aus Jamaica, hier absolut nicht gedeihen; vielleicht hat die Solandra hier zu wenig Wärme, aber mit Gelse-

---

1) Nicht Lassang, wie in Heft 3 angegeben. Lawang bedeutet Pforte (die Pforte zum Gebirge).

mium kann dies doch sicher nicht der Fall sein. Außerdem gibt es auch andere merkwürdige Erscheinungen aus der Kultur europäischer Pflanzen; so habe ich trotz aller Mühe die Digitalis purpurea noch nie zur Blüte bringen können, während D. ambigua und andere Arten willig blühen. Oenothera biennis hat hier ebenfalls noch nie geblüht, während andere aus den Blattachseln blühende Arten stets blühen, und so gibt es mehr derartige unerklärliche Beispiele.

Ich werde die von mir zu besprechenden Pflanzenarten nummerieren, damit eventuell später auf die betreffende Nummer verwiesen werden kann.

## Nr. 2. **Maoutia odontophylla** Miq. [1])
(Urticaceae.)

Flora van Ned. Indie I, 2, 273, Plant. Junghuhn. I, 35, unter Boehmeria, Maoutia aspera Wedd. in Ann. Sc. Nat. sér. I [1854], 194, Weddell, Archives du Museum d'hist. nat. IX, 478.

Diese Pflanze ist einhäusig; Blätter unten stumpf oder abgerundet, breit-elliptisch oder elliptisch-eirund, zugespitzt, grob-gezähnt, gesägt, oben etwas rauhhaarig, unten auf den Nerven weiß-weichhaarig; Früchtchen ohne Schnabel. Von diesem ca. 4—5 m hohen Strauch scheint es keine Abbildung zu geben; die Früchtchen stehen bei dieser Art nicht in Köpfchen zusammen, sondern sind einzeln oder zu zwei bis drei an den Zweigen zu finden.

Laut Aussage der Eingeborenen soll es noch eine dritte Art Maoutia hier geben; diese habe ich aber bis jetzt nicht zu Gesicht bekommen.

Beide Arten sind, soweit mir bekannt, noch nicht in den europäischen Warmhäusern vertreten.

## Nr. 3. **Bischofia javanica** Bl.
(Euphorbiaceae.)

Stylodiscus trifoliatus Benn, siehe Horsfield Plant.-javan., p. 133, Taf. 29; Wight Icones Pl. Ind. Or. 1889, Taf. V, sub Microelus, Andrachne trifoliata Roxb., Fl Ind. III, 728.)

Ein großer bis 40 m hoher Baum mit hartem, graurotem Holze, großen abwechselnd dreiteiligen Blättern und elliptischen, gekerbten, zugespitzten Blättchen; Blüten grünlichgelb, zweihäusig, ohne Kronenblätter, Blättchen abfallend; die Blüten stehen in großen achselständigen

1) Mit Samen sämtlicher von mir zu erwähnenden Pflanzen stehe ich gern zu Diensten.

Rispen; ♂: Kelchblätter 5, stumpf, die Staubgefäße bedeckend, diese stehen, 5 an der Zahl, den Kelchblättern gegenüber; ♀: Kelchblätter eirund, abfallend, Fruchtknoten 3—4fächerig; Griffel linienförmig, ganz; Frucht kugelig, fleischig, sauer, nicht eßbar; Samen 3 bis 4, glatt.

Diese schöne Pflanze kommt auf Ost-Java im Gebirge überall vor, ist aber auch in Britisch-Indien heimisch; sie ist, soweit mir bekannt, noch nicht in Europa in Kultur, aber der schönen frischen grünen Belaubung wegen sehr empfehlenswert. Das Holz wird zu Haus- und Brückenbau benutzt; frisch riecht es stark nach Essig.

### Nr. 4. **Casuarina montana** Jungh.
(Casuarineae.)

C. montana Miq. in Zoll. Cat. 86, Miq., Flora v. Ned. Indie I, 1, 875.

Ein bis 35 m hoher Baum mit runden Ästchen und 9—13 Zähnchen der Scheiden; weibliche Kätzchen gestielt, ellipsenförmig, stumpf 3 bis 4blumig; mit 17—20 Schuppenreihen; Schuppen glatt oder feinharig; männliche Kätzchen an den Spitzen der Zweige, keulenförmig rund, schlank.

Die Pflanze kommt von hier ab bis in den höchsten Gebirgsregionen vor, und wird außerdem als Pflanzenmaterial für die von den Eingeborenen nach und nach vollständig entwaldeten höheren Gebirge benutzt. Das Holz wird in dieser Gegend zu den verschiedensten Zwecken verwendet.

Von C. montana finde ich nirgends eine Abbildung zitiert; diese Spezies scheint auch noch nicht in europäischen Gärten eingeführt zu sein.

Die Eingeborenen nennen jede Casuarina-Art „Tjemara“; ein und derselbe Name wird öfters ganz verschiedenen Pflanzen gegeben, daher sind einheimische Namen denn auch im großen und ganzen ziemlich unzuverlässig.

### Nr. 5. **Abroma augusta** L.
(Büttneriaceae.)

Hasskarl, Tydschr. Nat. Gesch. XII, 117, Abroma fastuosum Jacq. Hort. Vind. III, 3, tab. 1.

Ein kleiner, 6—7 m hoher Baum, oben in einige sammethaarige Äste geteilt, Blätter 5—7lappig, meistens fein behaart; Lappen spitz und der Mittelappen größer; Afterblätter kleiner, eirund lanzettförmig, oder herzlanzettförmig, ungelappt, fast eckig, lang gespitzt, gezähnt; Blumen schön, überhangend, endständig, schwarzbraun rot; Kelch

bleibend, Blumenblätter in der Knospe gedreht; Nectarium krugförmig, 5spaltig; zwischen den Einschnitten 5 eingefügte Staubgefäße, deren jeder 3 Staubbeutel trägt; Frucht 5fächerig, 5flügelig, vielsamig; Samen mit einem Arillus versehen.

In Miquel's Flora van Ned. Indie I, 2, 183 wird angegeben, daß diese Pflanze in Java bis 2500 Fuß vorkommt; dieselbe wächst hier wild bis 4000 Fuß, ist außerdem heimisch im Gebirge von Dekkan in Britisch-Indien und abgebildet in Beddome's Werk Flora Sylv. Manual auf Taf. 5.

Aus der Rinde wird eine Faser gezogen und Bindfaden bereitet.

### Nr. 6. **Melastoma Molkenboerii** Miq.
(Melastomaceae.)

Flora van Ned. Indie I, 1, 513, tab. 8, Fig. B.

Dieser ca. 3—4 m hohe Strauch wurde von Junghuhn am Krater des Wajang, Vulkan Tjerimai, zuerst gefunden.

Zweige fast 4eckig, wenn jung mit braunroten eirund lanzettförmigen Schuppen bedeckt; Blätter am Fuße abgerundet oder stumpf elliptisch oder eirund länglich, zugespitzt, gesägt, 5nervig, oben kurzborstig, unten blaß, auf den Nerven scharf beschuppt und scharf behaart; Blüten endständig, violett oder bläulich purpurrot, zu 3—5 zusammenstehend; die seitenständige kurz, die mittlere lang gestielt; Kelch dicht beschuppt; Kelchzähne lanzett-linienförmig; Staubbeutel länger als der Schwanz.

Eine sehr hübsche Art, welche hier auf sterilem ebensogut wie auf fruchtbaren Boden wächt und als Warmhauspflanze noch nicht in Europa eingeführt wurde. Die Blätter sämtlicher Melastoma-Arten sind als Mittel gegen Diarrhoe allgemein in Gebrauch

### Nr. 7. **Ficus nitida** Thb. (de Fic. n. 14).
(Urticaceae.).

(Wight Icones II, tab. 642. F. Benjamina Roxb. Fl. Ind. III, 550.

Bis 25 m hoher Baum; Ästchen fast 3kantig; Blätter gestielt, elliptisch oder fast rautenförmig elliptisch, mit kleinen Spitzchen, 3nervig, lederartig häutig, ganzrandig, glänzend; Feigen erbsengroß, kugelig, gepaart, ansitzend, wenn reif, rötlich; diese Pflanze ist hier überall zu finden, kommt auch in Britisch-Indien vor. Die Wurzelrinde und die in Öl gekochten Blätter werden auf Wunden gelegt. (Urostigma nitidum Miq., Lond. Journ. VI, 583, Flora v. Ned. Indie I, 2, 345.)

Obwohl diese und andere Ficus-Arten mit ihren lederartigen Blättern so ganz dem feuchten Klima angepaßt sind, so merkt man bei ihnen auch in der Trockenzeit wenig, daß sie in dieser Periode zurückgehen; doch wächst die F. nitida hier bedeutend langsamer als im Tieflande. Die Ausläufer der Wurzeln gehen gerade nach oben und legen sich dem Hauptstamm an; bei älteren Exemplaren sieht dies aus, als ob mehrere Stämme zusammengewachsen wären; in der Nähe des Dorfes Pogal (ca. 600 m Meereshöhe) gibt es Riesenexemplare dieser Ficus-Art, wie denn auch die ganze Umgebung dieses Ortes eine wundervolle, äußerst üppige Vegetation aufweist, wie ich sie weder unten im Tieflande noch sonstwo gesehen habe; wie lange dieses Pflanzenwachstum dort (ca. 2 Stunden von hier entfernt) und auch hier am Platze bestehen wird? Wenn die Vernichtung in der jetzigen Weise fortschreitet, so ist nach 50 Jahren die ganze Gegend ebenso kahl wie ein gehobeltes Brett! Kein Mensch kümmert sich darum, wenn die Eingeborenen für ihre Maiskulturen die ganze Vegetation von der Erde verschwinden lassen. Jetzt hat sich ein Verein für Naturschutz gebildet, er will einzelne merkwürdige oder seltene Exemplare vor der Vernichtung retten; ob es helfen wird? Ich glaube nicht, denn wenn die Pflanzen den „Kulturen“ im Wege stehen, sind sie unrettbar verloren; der „Kultur“ muß alles weichen, bis schließlich das ganze Land einem gehobelten Brett äußerst ähnlich sieht und kein Mensch mehr nach Java zu gehen braucht, um sich das Tropenparadies anzuschauen, denn das Paradies wird verschwunden, nur die (gefallnen) Engel (?) werden noch da sein.

### Nr. 8. **Hibiscus rosa sinensis** L. Sp. Pl. 694.
(Malvaceae.)

Miquel, Flora v. Ned. Indie I, 2, 156, Cavan. Dissert. III, 158, tab. 469, fig. 2.

Diese bekannte Zierpflanze mit ihren ausgebreiteten Ästen, eirunden, langgespitzten, gesägten, am Grunde ganzrandigen, glatten, oben glänzend grünen Blättern und prächtigen großen Blumen mit 7blätteriger Hülle wird hier überall von den Eingeborenen kultiviert und meistens zu Hecken benutzt; die Blumen dienen als Schuhwichse, außerdem zum Färben von Backwerk, auch werden sie als Heilmittel bei Geschwüren angewendet.

Bekanntlich ist diese Spezies kosmopolitisch, denn sie wächst überall zwischen den Wendekreisen; man sieht sie hier am Wege schon von weitem, speziell die Varietät mit gefranzten kleineren Blumen-

blättern von intensiver roter Farbe. In China werden die Blumen in Essig gelegt und gegessen; wenn man die Blumenblätter auf Papier reibt, so bekommt man eine bläuliche Purpurfarbe und kann das Papier dann als Lakmuspapier verwendet werden. Die Blätter haben die Eigenschaft die Pockengeschwüre zu heilen, bringen aber die Krankheitserscheinung zu früh zum Stillstand. Die Pflanze blüht das ganze Jahr.

Nr. 9. **Hibiscus venustus** Bl. Bydr. 71.

Miq. Flora v. Ned. Indie I, 2, 155, Abelmoschus venustus Walp. Rep. I, 309, Rheede Hort. Malab. IV, tab. 38—42 (?).

Ein 6—7 m hoher Strauch; die Blätter sind 3—5lappig, ungleich gesägt, gezähnt und 7nervig, nebst Stamm und Ästen mit stechenden Haare besetzt und außerdem filzig scharf; Blumen groß, Hülle 5blätterig; Kapsel ei-kugelrund, rauhhaarig; Samen grauhaarig. Wird im Index Kewensis zu H. mutabilis gezogen; die Farbe der Blumen ändert sich aber bei H. venustus nicht, auch sind die Samen nicht glatt, sondern behaart, und die Hülle nicht 8—10-, sondern nur 5blätterig.

Diese Pflanze blüht ebenfalls das ganze Jahr hindurch, wächst hier am Platze nicht wild, sondern wird nur im Garten gezogen; von Nutzen ist nichts bekannt.

Sonderbar ist es, daß hier in den Fruchtkapseln sämtlicher Malvaceae ein Käfer haust, welcher beim Berühren einen ekelhaften Wanzengeruch abgibt; die Samen werden von diesen Tierchen nicht vernichtet; bin gern bereit, einige Exemplare Interessenten zur Identifizierung einzusenden.

Im allgemeinen findet man in den Gärten viel mehr Bäume und Sträucher als einjährige Pflanzen und Stauden; in der Regenzeit ist es ziemlich unmöglich, letztere zu kultivieren, es sei denn, daß man Schuppen zur Verfügung hat nebst Tischen, und da schlägt bei Platzregen das Himmelwasser doch herein; geschlossene Kästen oder Häuser sieht man hier nirgends und doch würde man darin sehr viel kultivieren können; wenn man das direkte Sonnenlicht abhält, so ist gar keine Gefahr für Verbrennung und der Regen würde abgehalten werden können; manche Chinabaum-Anpflanzung hat denn auch geschlossene Kästen für die Sämlinge zur Abhaltung von Sonne und Regen; Pflanzenliebhaber bauen hier im Lande aber keine Glashäuser, weil 99 Proz. nur kurze Zeit hier bleiben.

### Nr. 10. **Abutilon striatum** Dicks.
(Malvaceae.)

Bot. Reg. (1839) Misc. 39. Paxton, Magazine of botany VII, tab. 53.

Bis 6 m hoher Strauch oder kleiner Baum; Blätter 3—5lappig, herzförmig, gesägt; Lappen langgespitzt; Blumenstiele sehr langestielt; Blumen gelb, rotgestreift; Petalen an der Spitze eingedrückt.

Von dieser bekannten Art gibt es hier in der Umgegend ganze Alleen, doch produziert die Pflanze selten oder nie Samen und vermehrt man sie durch Stecklinge; eine Varietät mit reingelben und eine andere (sulphureum) mit schwefelgelben Blüten tragen in der Trockenzeit immer Samen; alle drei blühen das ganze Jahr hindurch, was denn auch mit fast allen brasilianischen Pflanzen hier der Fall ist.

---

Ebensowenig wie man in Europa in einem Regensommer einjährige und andere krautartige Gewächse im Freien kultivieren kann, so ist es auch hier, wenigstens hier, wo man die sehr ungleichmäßige Verteilung der Niederschläge hat (ca. 6 Monate Regen und ca. 6 Monate trocken), nicht möglich, die Pflanzen ungeschützt zu ziehen, denn der Regen vernichtet sie langsam, aber sicher; wie schon oben erwähnt, würde man, wie in Europa, zur Kultur unter Glas übergehen müssen. Manche Sträucher stehen während dieser Periode ziemlich blatt- und blütenlos.

### Nr. 11. **Herminiera elaphroxylon** G. u. P.
(Leguminosae.)

Ein 6—7 m hoher Strauch mit weichhaarigem, mit Stacheln bewehrtem Stamm, unpaarig gefiederten Blättern und zahlreichen Blättchen; Nebenblätter häutig; Blumen orangegelb, groß, in kurzen Trauben achselständig; Brakteen abfallend; Kelch zweilippig; Fahne fast sitzend; Flügel kurzgenagelt, umgekehrt eirund; Schiffchen stumpf; 10 zweibrüderige Staubgefäße; Fruchtknoten fast sitzend, mit vielen Eichen; Schote platt, zusammengedrückt, später spiralförmig gedreht; Samen dunkelgrün.

Das Holz ist viel leichter als Kork und wird in Senegambien, wo die Pflanze heimisch ist, als Treiber für Angelschnüre benutzt.

Diese Pflanze wächst in der Nähe von Gewässern, wird in Ägypten als Markbaum für das Nilwasser gebraucht und gedeiht hier im feuchten Klima ausgezeichnet; sie wird in Senegambien „Mbilor“ genannt; siehe übrigens Guillemin und Perrotet, Florae Senegambiae tentamen, 201, tab. 51, und die Österr. Bot. Zeitschr. 1858, VIII. 116, tab. 1.

Das Exemplar in meinem Garten hat bis 6 m lange Zweige bekommen; die Blüten erscheinen das ganze Jahr hindurch.

### Nr. 12. **Acalypha desinflora** Bl. Bydr. 628.
(Euphorbiaceae.)

Cauda felis Rumph, Herb. Amb. IV, 82, tab. 36.

Strauch bis 5 m Höhe, Blätter eirund, zugespitzt, stumpf gesägt, unterseits fein behaart; Ähren zweihäusig, achselständig; dicht, hängend. Miq. Flora v. Ned. Indie, I, 2, 405.

Im Index Kewensis wird diese Art als identisch mit A. hispida Burm., Fl. Ind. 303, tab. 61, fig. 1 betrachtet; ich kann nur sagen, daß meine Pflanze im Garten keine einzige aufrechte Ähre aufweist, wie denn auch die hispida nur solche haben soll; nach Brandis, „Indian Trees“ soll die hispida in Neu-Guinea heimisch sein; die densiflora ist nach Miquel, l. c., in den Molukken heimisch; hier auf Java wird sie nur in Gärten kultiviert; die Blätter werden zur Heilung von Wunden verwendet. Die Pflanze blüht das ganze Jahr und trägt selbstständig reife Samen.

### Nr. 13. **Tecoma stans** Juss. Gen. 139.
(Bignonicaeae.)

T. sambucifolia H. B. K., Nov. Gen. et sp., III, 143 — Bat. Mag. 59, tab. 3191.

Hier bis 7 m hoch werdender kleiner Baum mit unpaarig gefiederten, den Eschenblättern ähnlichen, nur viel kleineren, langgestielten Blättern; Blättchen 7, lanzettförmig, langgespitzt, gesägt, glatt, dreijochig; Blumen in Endrispen, schön gelb, etwas wohlrichend; Kelch röhrig; Staubgefäße 5, wovon 1 steril; Kapsel schotenartig, zweiklappig, mit querlaufender Scheidewand, Samen stark geflügelt.

In Chapman's Flora of the S. U. States wird als Höhe dieser Pflanze 3—4 Fuß angegeben; weshalb sie hier solche enorme Dimensionen hat, weiß ich nicht; die Unmasse der Blüten geben dieser Spezies einen schönen Anblick. In West-Indien heißt die Pflanze Bois Piss en lit und wird als Diuretikum verwendet.

### Nr. 14. **Flemingia congesta** Roxb. (Wicht, Icones, tab. 390.)
(Leguminosae.)

Bis 6 m hoher Strauch, Zweige eckig; Blattstiele geflügelt; Trauben dicht, länglich, oft gebüschelt; Brakteen lanzettförmig; Schote braun, behaart, Samen 2, schwarz.

Die violettroten Blumen sind leider nur klein und verwelken bald; die Pflanze kommt vor in ganz Indien bis auf den Philippinen; sie ist auch heimisch in Britisch Indien und China; die Spezies ist sehr veränderlich und wurde von Prain in verschiedene andere geteilt; siehe Kurz, Forest Flora, I, 373—375.

Diese Flemingia kommt hier ziemlich viel vor und ist fortwährend blüten- und fruchttragend. Die Blätter dienen als Bettfüllung; die Pflanze soll das Medikament „Warrus“ liefern.

Nr. 15. **Leucaena glauca** Bth. in Hook. Journ. of Botany 1842, IX, 416.
(Leguminosae.)

Bis 7 m hoher Strauch oder Baum mit gefiederten, 4—8jochigen Blättern; Blättchen 10—20jochig, linienförmig, spitz, entfernt stehend, unten graugrün; zwischen dem unteren Fiederpaar bisweilen eine Drüse; Köpfchen gestielt, oft gepaart, weiß, winkelständig; Schote linienförmig, platt, bald aufspringend; Samen glatt; das Holz wird für Wagen benutzt; die jungen Früchte werden roh, die Samen gebraten gegessen; die Pflanze wird zu Hecken verwendet. Holz weiß und hart.

Diese Südamerikanische Leguminose ist schon seit alten Zeiten in Kultur und überall verwildert oder angepflanzt. Es lassen sich durch Zustutzen der Zweige schöne Kronenbäumchen daraus machen.

Nr. 16. **Saurauia bracteosa** D. C. Mém. Soc. Genève, I, 423, tab. 6.
(Ternstroemiaceae.)

Horsfield, Pl. Jav. rar., 170, tab. 36. De Vriese, Pl. Reinwardt, 34. Saurauia gigantea Bl., Bydr. 129.

Ein hier ca. 4 m hohes Bäumchen mit umgekehrt eirunden oder länglich-elliptischen, etwas herzförmigen, zugespitzten, entfernt gesägten, oben glatten, unterseits rostfarbig-rosa behaarten Blättern, achselständigen Trauben, weißen, wohlriechenden Blüten, welche kürzer als das Blatt sind, und blattartigen Brakteen; Kelch behaart; Kapsel holzig, mit den Griffeln gekrönt, fünffächerig, an der Spitze fünfklappig, vielsamig; Samen krustenschalig.

Diese Pflanze wächst hier wild in unmittelbarer Nähe meiner Wohnung; ich finde sie im Europäischen Handelsgärtner-Kataloge nicht erwähnt; sie würde sich zweifelsohne in den Warmhäusern einen Platz erobern; die Blüten riechen sehr angenehm, die Pflanze zeitigt sie hier unaufhörlich. In den Ravinen, wo der Boden aus reiner Lauberde

besteht, wächst die Spezies zu stattlichen Bäumen heran. Die Früchte reifen hier ziemlich langsam. Die Pflanze scheint keinen einheimischen Namen zu haben und auch von den Eingeborenen nicht verwendet zu werden.

Zweifelsohne gibt es hier noch eine Masse Pflanzen, welche noch niemals in den europäschen Warmhäusern eingeführt wurden; gern würde ich die ganze Umgegend wiederholt durchforschen, wenn ich nur Zeit hätte und Terrain, die Pflanzen im Garten zu kultivieren.

Nr. 17. **Cyphomandra betacea** Sendtn. (Flora, XXVIII [1845], 172.) (Solaneae.)

Solanum betaceum, Cavan, Icones tab. 524, Andrews, The Bot. Repository, tab. 411.

Ein 4—6 m hoher Strauch mit herzförmig länglich eirunden, behaarten, an den Rändern wellenförmigen Blättern und hängenden Trauben, weißen oder sehr schwach rötlich angehauchten Blumen; Früchte eirund, rot oft von der Größe eines Hühnereies (nicht „steinrot", wie anderswo angegeben).

Diese südamerikanische Pflanze wird hier massenhaft kultiviert und verwildert schon; die Früchte schmecken, auch wenn reif, fade und sind nur als Jam mit Zucker genießbar. C. betacea wurde bereits 1803 in England eingeführt.

Die Eingeborenen sind der Meinung, daß dieser Strauch aus Holland stammt und nennen ihn deshalb „terong blanda" („terong" = Solanum). Zweifelsohne wurde die Pflanze seinerzeit von Buitenzorg importiert. In Deutschland scheint sie nicht so früh eingeführt zu sein, denn im „Handbuch der Blumengärtnerei" von Bosse, Hannover 1859, wird sie nicht erwähnt; im Südwesten Englands ist sie winterhart, ebenso wie im Süden Frankreichs, wo sie aber, nach Sauvaigo, nur 3 m Höhe erreicht und wo die Samen im Februar oder März gesät werden. In Deutschland dürfte die Pflanze nirgends winterhart sein. Wie es fast mit allen viel kultivierten Früchten der Fall ist, so scheint sich auch bei der Cyphomandra die Samenproduktion fortwährend zu verringern; ich habe Früchte untersucht, welche auch nicht mal ein einziges Korn enthielten, dagegen findet man fast in jeder Frucht ein oder zwei beinharte, wie Samen aussehende Objekte (vielleicht sterile Samen?).

Nr. 18. **Datura arborea** L.

Ruiz et Pavon, Flora Peruviana, tab. 128. Feuillée, Journal d. observ., II, tab. 46.

Ein ca. 5 m hohes Bäumchen mit eirund-lanzettförmigen, länglichen oder einfach eirunden, granzrandigen oder buchtig-eckigen, auf beiden Seiten weichharigen (oder kahlen, runzligen) gepaarten Blättern, wovon das eine Blatt viel kleiner ist als das andere; Blumen hängend, sehr groß, weiß, angenehm duftend, auf jedem der sehr lange Randlappen mit drei grünlichen, herablaufenden Nerven; Staubbeutel getrennt; Kelch scheidenartig, langgespitzt; Kapsel länglich, feinspitzig.

Von dieser Spezies scheint es zwei Varietäten zu geben, eine mit weichhaarigen und eine andere mit runzligen, kahlen Blättern; beide Formen sind von Kew als D. arborea bestimmt worden; die Form mit weichhaarigen Blättern ist allgemein angepflanzt und verwildert; diese gibt aber selten oder nie Samen, die andere trägt aber massenhaft Früchte; ich erhielt aus Südamerika Samen, wovon ich die Form mit runzligen Blättern erzog. D. arborea wurde seinerzeit, wahrscheinlich schon vor 1856 (siehe Miquel, Flora v. Ned. Indie, II, 668), von Buitenzorg eingeführt. Der Geruch der Blumen, speziell wenn die Pflanzen, wie hier am Platze, überall vorkommen, ist betäubend; die Blätter werden innerlich als wurmtreibend, äußerlich gegen Gicht verwendet. Ich finde die Varietät mit runzligen Blättern nirgends erwähnt; die andere Varietät scheint hier als Unkraut unverwüstlich zu sein und vermehrt sich durch unterirdische Ausläufer.

## Nr. 19. **Erythrina lithosperma** (Miq.) Bl.

(Leguminosae.)

Flora van Ned. Indie, I, 1—209.

Ein bis 20 m hoher Baum mit weißer Rinde und mit Stacheln bewehrten Zweigen; Blätter dunkelgrün, junge Sprößlinge mehlig und fein behaart; Blättchen eirund, zugespitzt, mit länglichen nebenblattartigen Drüsen; Blumen scharlach, erscheinen, wenn die Pflanze belaubt ist, in dichten, kurzen Trauben mit dicken Blütenstielchen; Kelch zweilippig; unterer Teil der Hülse platt, ohne Samen, nicht aufspringend, oberer Teil kürzer, aufspringend, mit 1—4 großen dunkelpurpurnen Samen.

Bei Soerakarta wild, sonst als Kaffeeschattenbaum angepflanzt; kommt auch vor in Burma bis 1000 m Seehöhe, an feuchten Orten in der Nähe von Flüssen.

Für die Kaffeepflanzungen wird nur die Varietät inermis ohne Stacheln verwendet; wild kommt diese Form nicht vor, sie wird wohl durch Kultur entstanden sein; das Holz darf nicht mit Wasser in Berührung kommen, soll es längere Zeit brauchbar bleiben. Auf

Celebes werden die Blätter als Gemüse gegessen, auch werden die Schweine damit gefüttert.

Die von mir versuchten anderen E.-Arten gedeihen sämtlich schlecht oder gar nicht; E. crista Galli scheint hier absolut nicht gedeihen zu wollen; auch die südafrikanischen Arten (E. caffra, E. Humei usw.) wachsen sehr langsam, was mir unerklärlich ist, ebenso das Nichtgedeihen der E. crista Galli, einer brasilianischen Pflanze.

## Nr. 20. **Citrus ovata** Hassk.
(Rutaceae.)

Hasskarl, Cat. 216, Flora, XXV, Beiblatt 43.

Bis ca. 3 m hohes Bäumchen, mit sehr ausgebreiteter Krone; Blätter eirund zugespitzt, gekerbt-gesägt; Blüten 30männig, endständig; Frucht eirund mit dicker Schale, gelblich grün, mit saurem Fruchtfleische.

Ein einziges Exemplar dieser Pflanze befindet sich hier im Garten und zeitigt das ganze Jahr Blüten und Früchte; wenn vollständig reif (was aber fast nie vorkommt, weil die Eingeborenen, wie schon gesagt, alle Früchte, wenn noch keine Spur der Reife zu bemerken ist, abreißen) ist die Farbe blaßgelb. Für das Warmhaus würde die Pflanze, weil in Europa noch nicht kultiviert, interessant sein; die Blüten riechen sehr stark; bekanntlich gibt es in Indien und überhaupt nirgends in der Nähe der Äquators Orangen, wie wir sie gewöhnt sind; auch wenn die C. aurantium in einem trockenen Klima hier auf Java kultiviert wird, ist die Farbe noch lange nicht den europäischen Früchten ähnlich; es würde interessant sein, der Ursache dieser Erscheinung nachzuforschen, denn auch in Afrika hat man dieselbe Erscheinung, die Früchte haben auch nicht das herrliche Aroma der spanischen oder italienischen; bekanntlich ist die Orange keine reine Tropenpflanze, denn sie stammt aus Silhet, im Norden Britisch-Indiens, man muß also annehmen, daß ihr das Tropenklima oder auch eine permanent fast gleiche Temperatur, wie hier am Platze, nicht zusagt; wie mir aus Valencia (Spanien) mitgeteilt wurde, bekommt die Apfelsine erst im Oktober, also wenn die Sommerhitze schon bedeutend geringer geworden, ihre schöne Orangefarbe; dies würde darauf hindeuten, daß eine Abwechslung von Wärme und Kälte (die Minimumtemperatur von Valencia erreicht beinahe den Gefrierpunkt) ihr besser gefällt.

Wenn man noch nie in den Tropen war, so macht man sich gewöhnlich eine ganz falsche Idee von der Vegetation in den wärmeren Gegenden; wenigstens so war es bei mir und wird es auch wohl bei anderen der Fall sein; man denkt sich etwa einen ewigen Blumengarten und findet: eine enorme Blattentwicklung! Blumenfelder, wie man sie in Europa zurzeit der Flora findet, fehlen hier absolut ganz; es geht daraus hervor, daß permanente Feuchtigkeit und permanente Wärme vor allem die Blattentwicklung, aber in viel geringerem Maße die Blütenentwicklung begünstigt. Eine Massenflora kann nur im Warmhause erzielt werden, wenn man eine Sammlung blühender Tropengewächse besitzt; diese schroffe Differenz zwischen Tropenvegetation und solcher der sogenannten gemäßigten Zone fällt einem jeden auf. Außerdem sind auch die Annuellen und Stauden weit weniger vertreten als die Bäume und Sträucher. Ein gutes Beispiel der Tropenvegetation ist die massenhaft vertretene Gattung Ficus, wo die Blattentwicklung vorherrschend und die Blüten unsichtbar sind. Dessenungeachtet gibt es doch eine Masse exotischer Stauden, welche, hier am Platze wenigstens, das ganze Jahr hindurch blühen, was doch in ihrem Vaterlande absolut nicht der Fall ist, denn ich meine hier Pflanzen der gemäßigten Zone (nicht der warm-gemäßigten). So blühen hier eine Anzahl nordamerikanische Compositae (nicht aus Californien oder den Golfstaaten, sondern der nördlichen Staaten) unaufhörlich, auch trotz des herunterstürzenden Regens. Auch die gewöhnlichen europäischen Unkräuter (Achillea Millefolium, Taraxacum officinale usw.) blühen das ganze Jahr hindurch.

### Nr. 21. **Citrus decumana** L., sp. pl. 1100.
(Rutaceae.)

Rumph, Herb. Amb. II, tab. 24, fig. 2. Risso Orangers, tab. 61 bis 66. Tussac, Flora Antill. III, tab. 17—18. D. C. Prodr. I., 539.

Baum bis 8 m Höhe mit kolossaler Krone; Äste mit oder ohne Dornen; Blätter groß mit breit geflügelten Stielen; Blumen groß, weiß, wohlriechend; Frucht meistens sehr groß, rundlich oder birnenförmig, mit ebenen oder erhabenen Ölbläschen der Rinde; Fleisch weiß, sehr schwammig; Mark grün oder rosa, nicht sehr saftig, süß, schmackhaft oder unschmackhaft, je nach der Varietät.

Die beiden Bäume in meinem Garten liefern nur unschmackhafte Früchte; ob dies an der Varietät oder am Klima liegt, ist mir nicht bekannt; die Blüten parfümieren den ganzen Garten. Ich werde mich bemühen, Samen der Varietät chadec minor, die „verbotene Frucht“

der Engländer, zu bekommen; es würde sich dann herausstellen, ob das Klima wirklich nicht zur Kultur der Citrusarten taugt; wie in meiner vorigen Notiz bemerkt, scheint die Gattung Citrus Temperaturextreme zu lieben, wie sie in den Mittelmeerländern, Spanien, Italien und Californien vorkommen. C. decumana ist aber eine westindische Pflanze und dürfte daher das Jahresmittel der Temperatur hier am Platze etwas zu niedrig sein, speziell auch weil die Extreme unbedeutend sind. Dessenungeachtet haben die beiden Exemplare im Garten einen Stammdurchmesser von 25 cm, mit sehr großer, regelmäßiger Krone. Die Eingeborenen lassen aber, wie immer, auch diese Früchte nie reif werden, somit kann man eigentlich über das Schmackhafte oder Unschmackhafte nichts Bestimmtes sagen.

Nr. 22. **Morus indica** L., sp. Pl. 986.
(Moraceae.)

Wight, Icones Pl. Ind. Or., tab. 674. Rumph, Herb. Amb. VII., 8. tab. 5, Miq. Flora v. Ned. Indie I., 2, 279.

Verwildert erreicht diese Pflanze kaum 3—4 m aber kultiviert habe ich sie bis 8 m Höhe gesehen; die Blätter sind länglich-eirund, zugespitzt, ungleich gesägt; ♂ Kätzchen lose auf schlankem Stiele, ♀ Kätzchen kurz eirund, Griffel bis oben verwachsen, behaart; Frucht dunkelrot.

Die verwilderten Exemplare haben nur saure, die kultivierten aber ziemlich süße Früchte; dieselben sind aber nur halb so groß wie solche der Morus nigra. Die Spezies stammt aus Britisch-Indien und ist heimisch in trockenen Wäldern des unteren Himalaya bis 1700 m Seehöhe, wo sie im Februar bis März blüht; hier am Platze trägt sie aber so ziemlich das ganze Jahr Früchte. Sie wird in Bengalen sehr viel kultiviert als Seidenraupenfutter. Ob die gewöhnliche Maulbeere (Morus nigra) und auch die weiße (Morus alba) hier gedeihen, weiß ich nicht, weil ich noch keine Versuche damit angestellt habe. Diese beiden Spezies stammen aber aus kälteren Gegenden und sind gewöhnt, das Laub abzuwerfen, ich glaube deshalb, daß die beiden Pflanzen sehr langsam wachsen würden; weil aber die (wilde) Prunus persica hier nach und nach akklimatisiert ist, so könnte dies auch mit der Maulbeere der Fall sein.

Nr. 23. **Acacia retinodes** Schlecht in Linnaea, XX (1847), 664.
(Leguminosae.)

Bentham, Flora Austral. II 362.

Ein hier am Platze schon 4 m hoher Strauch mit graugrünlicher Belaubung; Phyllodien linien-lanzettförmig, mit zurückgekrümmter

Stachelspitze oder schiefer Drüse an der Spitze, keulenförmig oder einem Schnäbelchen ähnlich, in der Jugend viel größer; Köpfchen fast 20 blumig in Trauben.

Diese westaustralische Pflanze, welche eine Sorte Gummi arabicum liefert, gedeiht hier sehr gut; auch andere Arten A. blühen und fruktifizieren, aber nicht alle; manche machen nur Knospen, welche aber nicht zur Blütenentwicklung kommen, obwohl die Pflanze schon 8 m Höhe erreicht hat. Weil nun aber doch alle australischen Arten aus ziemlich trockenen Gegenden stammen, ist dieses ganz verschiedene Verhalten der einzelnen Spezies ganz sonderbar. Die obige Art fängt schon an sich durch Samenausfall zu verbreiten; sie wird im Index Kewensis als synonym mit A. neriifolia A. Cunn betrachtet, aber Bentham führt sie als besondere Art auf; auch Maiden hält beide Spezies separat. Eine Pflanze der A. neriifolia besitze ich nicht und kann ich also selbst in dieser Hinsicht nichts Bestimmtes sagen. Obige Art trägt hier sogar in der Regenzeit reife Samen. Die wohlriechenden Blüten empfehlen die Pflanze zur Schnittblumenkultur. Der Geruch ist feiner und angenehmer als von A. Farnesiana, wovon außerdem die Früchte in der Regenzeit am Baume verderben, wenigstens hier am Platze. Nur in der Trockenzeit produziert sie vollständig entwickelten Samen.

Nr. 24. **Crinum asiaticum** L. sp. Pl. 292.
(Amaryllideae.)

Kunth, Enum. V, 547. Bot. Mag., 27, tab. 1073. Rumph, Herb. Amb. VI, 155, tab. 69.

Ein in ganz Indien verbreitetes Zwiebelgewächs mit säulenförmiger Zwiebel, ausgesperrt, lanzettförmigen Blättern, länger als der Schaft; Blumen in der Dolde 50—60, gestielt weiß, angenehm riechend; die Röhre mit linien-lanzettförmigen spitzen Einschnitten; Staubfäden und Griffel oben rot; Zwiebel sehr giftig.

Die hier heimische Pflanze ist die Varietät bracteatum W. (C. brevifolium Roxb.). Die Blätter werden bei Verbrennungen benutzt; die Zwiebel ist ein Substitut für Scilla maritima; Zwiebel und Blätter wirken stark emetisch und diaphoretisch.

Die obengenannte Varietät hat nur 10—12 Blumen in der Dolde; ich finde von verschiedenen Autoren den Geruch als schwach angegeben; hier am Platze ist aber der Geruch sehr stark; ob die Blumen im Warmhause schwächer duften, weiß ich nicht; die Exemplare hier im Garten fangen jetzt (1. Dez.) an zu blühen, aber doch nicht alle;

manche zeigen noch keine Spur der Blumendolde. Außer C. asiaticum habe ich C. giganteum und C. Rattrayi sowie C. capense im Garten; die letztere hat schon oft geblüht und die C. asiaticum trägt gern reife Samen. Im allgemeinen scheinen die südamerikanischen und südafrikanischen Zwiebelgewächse hier gut zu gedeihen, wenn man sie, speziell die letztere, in der Ruhezeit trocken hält. Sämtliche Oxalis-Arten scheinen hier sehr üppig zu wachsen und reichlich zu blühen.

### Nr. 25. **Abutilon molle** Sweet.
(Malvaceae.)

Sweet, Hort. Brit. ed. II, 65. Bot. Mag. 54, tab. 2759 (Sida mollis Ort.).

Ein ca. 4 m hoher Strauch mit langen, weichen, abstehenden Haaren bekleidet; Blätter sehr groß, rundlich herzförmig, langgespitzt, ungleich gezähnt, sehr weich, flaumhaarig; Blumenstiele 2—3blumig; Blumen ziemlich groß, dunkelgelb; liefert sehr viele Samen.

Auch diese Pflanze, aus Peru stammend, wird von dem früher schon erwähnten, nach Wanzen riechenden schwarzen Käfer besucht es scheinen die Tierchen ihre Nahrung in den reifenden Früchten zu finden; denn sind die letzteren so reif, daß die Samen herausfallen, so findet sich kein Käfer mehr. Der Stamm dieses Bäumchens wird ziemlich dick und hat bei mir im Garten 10 cm Durchmesser. Bei einem heftigen Winde wurde das Exemplar vor einigen Tagen umgeworfen, weil die Krone außerordentlich ausgebreitet war; ich sammle aber eine Menge Samen.

Als ich diese Pflanze bei mir im Warmhause in Middelburg (blühend und fruktizierend) hatte, fand sich das obenerwähnte Insekt nicht vor.

### Nr. 26. **Cassia laevigata** W.
(Leguminosae.)

Willd., Enumer. Hort. Berol. 441. Colladon, Hist. nat. des Casses, tab. 5. Regel, Gartenflora, 1854, tab. 77.

Dieser einmal blühende und dann eingehende, hier am Platze ca. 3 m erreichende, tropisch kosmopolitische Strauch hat 4jochige eirund lanzettförmige, langgespitzte, glatte Blättchen; zwischen allen Blätterpaaren befindet sich eine längliche, spitzlige Drüse; Blumen groß, goldgelb; Schote gelbbraun, 8 cm lang, mit dem vertrockneten Griffel gekrönt, fast kammerig abgeteilt; Samen dunkelgrün, glatt, platt, rundlich dreieckig.

Daß diese Pflanze ursprünglich aus „Neu-Spanien“ stammt, ist sehr glaublich; hier am Platze wächst sie aber wie heimisch und

produziert ungeheure Massen Samen. Die Blätter werden wie Sennesblätter gebraucht. Übrigens gewährt die Pflanze mit ihren großen gelben Blumen einen schönen Anblick.

Öfters habe ich Samen bekommen, welche angeblich zu verschiedenen Cassia-Arten gehörten, aber immer kam nur die C. laevigata heraus! Merkwürdig ist der kossale Fruchtansatz trotz des Regens; während andere Pflanzen während der Regenzeit überhaupt keine Samen tragen, scheint die Cassia laevigata sich um die herunterstürzenden Wassermassen wenig zu kümmern und fruktifiziert ruhig weiter; trotzdem stehen die Blüten weit geöffnet. Man kann hier manchmal ganz merkwürdige Beobachtungen machen, wobei die Theorie den Tatsachen schroff gegenübersteht.

### Nr. 27. **Solanum duplo-sinuatum** Klotsch.

(Solaneae.)

Peters, Reise nach Mozambique, I. Abt., p. 233.

Ein ca. 2 m hoher stachliger Strauch mit behaarten stachligen Blättern; Stacheln gelb; Blätter groß, länglich doppelt buchtig oder buchtig fiederteilig stumpf, unterseits behaart, oberseits ebenso und außerdem stark stachelig; Blütentrauben gestielt, wenigblumig, feingestachelt behaart; Kelch 5teilig, an der Basis stachelig, auswendig behaart; Krone 5teilig, auswendig behaart, blauviolett; Beere groß, bis $2^1/_2$ cm im Durchschnitt, gelb. Wächst hier sehr üppig, fast wie Unkraut.

Die Solanum-Arten scheinen hier alle ohne Ausnahme zu gedeihen; vereinzelt aber habe ich bemerkt, daß S. Dulcamara, das bekannte Bittersüß, hier nie blüht; ob dies in Töpfen bei angemessener Behandlung und starkem Zurückschneiden der langen Triebe auch der Fall ist, kann ich nicht sagen; ich werde diese Kulturmethode versuchen und auch bei Exemplaren im Freien anwenden. Ich habe in dieser Weise schon mehrere sonst nichtblühende Pflanzen zur Blüte gebracht. Ich wende dasselbe Verfahren auch bei Bäumen an und habe schon Pflanzen, welche sonst nach mehreren Jahren etwa 10 bis 20 cm Höhe erreichten, jetzt in derselben Periode zu 2 m Höhe gebracht. Dessenungeachtet geht das Wachstum sehr viel langsamer als in Europa (im meine hier die mitteleuropäischen Sträucher und Bäume).

### Nr. 28. **Rosa multiflora** Tnb. Fl. Jap. 214.

(Rosaceae.)

Bot. Mag, 26, tab. 1059. Bot. Reg., 5, tab. 425. Redouté Roses, tab. 91, 92.

Hier bis 1 m hoher Strauch, gleich den zottigen Blattstielen mit sehr scharfen, gekrümmten Stacheln besetzt; Äste sehr lang, schlank, oft hin und her gebogen; aus den Spitzen der kürzeren Nebenäste entspringen reiche, prächtige Blumenbüschel, welche an den Zweigen gleichsam Girlanden bilden. Blättchen 5—7, eirund, spitz, gesägt, oben mehr oder weniger weichhaarig, unten blaß und zottig, oft gerötet; Afterblätter zerschlitzt, halbgefiedert. Fruchtknoten eiförmig, fast glatt oder gleich den Blumenstielen weichhaarig. Blumen klein, weiß oder hellrosa. Wurde in meinem Garten in Middelburg 4 m hoch!

Diese Pflanze gedeiht ebenso als ob sie hier heimisch wäre, obwohl solches keineswegs von allen japanischen Pflanzen gesagt werden kann! Ich habe relativ noch wenig japanische Sträucher versucht, aber die Hälfte davon will hier nicht wachsen, darunter auch die Camellia japonica und Quercus serrata; diese Arten zeigen die gewöhnliche Erscheinung bei Pflanzen aus kalten Gegenden, wo alljährlich Frost auftritt: wiederholter Wachstumsstillstand, oft zwei- bis dreimal im Jahre auftretend und manchmal nur einzelne Wochen Vegetation der Pflanze lassend, wodurch der ganze Prozeß stark gehemmt und das Wachstum sehr verlangsamt wird. Die starke Anregung im Frühling nach längerer Ruheperiode fehlt hier ganz, die Ruheperiode ist hier bedeutend kürzer aber öfters im Jahre. Die Wirkung ist in diesem Falle nicht dieselbe wie im kalten Klima. Alle diese Pflanzen haben die Gewohnheit, unten am Stamm eine Masse Ausläufer zu bilden; diese nehme ich immer sofort und sorgfältig weg, wodurch der Hauptstamm doch etwas schneller anwächst.

### Nr. 29. **Yucca aloifolia** L. Sp. Pl. 319.
(Liliaceae.)

Bot. Mag. 41, tab. 1700. Redouté Lil. VII, tab. 401, 402.

Hier bis 3 m hoher Strauch, oben mit einer Blätterkrone; Blätter sehr steif, gerade, riemen-linien-lanzettförmig, dick, hellgrün, am Rande fein gesägt, mit harter, pfriemförmiger Spitze. Aus der Mitte der Krone erhebt sich ein aufrechter Schaft mit einer reichen Rispe schöner, hängender, weißer, auswendig purpurrötlich-schattierter Blumen.

Diese nordamerikanische und zugleich auch westindische Pflanze gedeiht und blüht hier gut, fruktifiziert aber nie. Andere Yucca-Arten habe ich noch nicht und kann somit darüber nichts sagen. In Middelburg hatte ich ein Exemplar schon 10 Jahre lang; die Planze wollte aber nicht blühen; die Pflanzen wachsen zwar auch hier am Pflatze langsam, brauchen aber keine 10 Jahre zum Blühen. Ich werde ver-

suchen, verschiedene Arten dieser interessanten Gattung zu bekommen Weil die Arten meistens aus trockenen Gegenden stammen, ist es merkwürdig, daß sie auch im feuchten Klima gedeihen. Als Solitärpflanze auf Rasenplätze ist obige Art zu empfehlen. Ich habe mich umsonst bemüht die Yucca filifera Mack (die Ind. Kew. gibt an Hort.) = Y. baccata zu bekommen; diese Art soll laut Sauvaigo in der Riviera bis 6 m Höhe erreichen, während nach Britton die baccata nur 8 engl. Fuß erreicht; nach einer Abbildung zu schließen wird die filifera wirklich 6 m hoch; es scheint sich also um eine Varietät der baccata zu handeln, welche in Mexico heimisch sein soll, wie es denn auch mit der baccata selbst der Fall ist.

Nr. 30. **Maurandia erubescens** A. Gray in Proc. Am. Acad. VII (1868) 377.

(Scrophularinae.)

Lophospermum erubescens Don., Bot. Reg. 16, tab. 1381. Maund., Botanist, 5, tab. 242. L. scandens Don., Bot. Mag. 57, tab. 3037, 3038.

Eine bekannte mexikanische Schlingpflanze; Stengel weichhaarig; Blätter herzförmig, zugespitzt, eckig, ungleich gekerbt, auf beiden Seiten weichharig, die oberen fast pfeil-herzförmig; Blumen zahlreich an langen, rankigen Ästen; Kelchblätter eirund länglich, stumpflich, ganzrandig, weichaarig, am Rande zurückgebogen; Krone auswendig weichhaarig, rosenrot, im Schlunde weiß und rot gefleckt mit 2 goldgelb gebarteten Linien; Staubgefäße am Grunde gebartet; Kapsel zweifächerig, unregelmäßig aufspringend, vielsamig; Samen dachziegelig gelagert, am Rande häutig geflügelt und mit sehr feinen, kammförmig gestellten Erhabenheiten oder Höckerchen versehen. Blätter abwechselnd, mit gerundeten Stielen; Blumen einzeln winkelständig.

Diese Pflanze gedeiht hier wie in ihrem Vaterlande, nur wird der Stengel unten bald kahl; dies wird vermieden, wenn man die Erde um den Stengel anhäuft, wodurch neue Sprossen entstehen; der Stengel wird in diesem Falle auch bedeutend länger.

Die Familie der Scrophularinae scheint hier im allgemeinen, mit nur wenigen Ausnahmen gut zu gedeihen, soweit wenigstens meine Versuche reichen. Digitalis purpurea will hier aber absolut nicht blühen, während andere Arten dieser Gattung sehr gut blühen und fruktifizieren. Versuche in anderen Teilen der Insel, von anderen Personen vorgenommen, haben dasselbe Resultat gehabt.

Von den südeuropäischen Gewächsen, welche, soweit ich sie hier versucht habe, sehr gut gedeihen, erreichen die meisten bedeutend größere Dimensionen, als in ihrem Vaterlande. Die Genista-Arten sind, mit wenigen Ausnahmen, das ganze Jahr hindurch mit Blüten und Früchten wie überdeckt.

Wie ich glaube schon früher bemerkt zu haben, lassen sich viele Pflanzen, welche sonst nicht blühen, durch einfaches und permanentes Entfernen der unteren Triebe und somit durch das Bilden einer Krone zur Blüte bringen; dasselbe gilt auch bei Topfpflanzen; das Einstutzen bei hochwachsenden Pflanzen hat dasselbe Resultat.

Erdbeeren lassen sich hier in Töpfen unter Obdach zu schöneren und weit mehr Früchte tragenden Exemplaren heranziehen als im Freien; der Geschmack ist von den in Töpfen gezogenen Pflanzen bedeutend besser, während die im Freien reifenden Früchte fast gar kein Aroma haben; die großfrüchtigen Arten und Varietäten scheinen hier noch niemals versucht zu sein, weshalb ich eben damit angefangen habe. Daß die Fragaria vesca hier gedeiht, während es doch eine Pflanze der gemäßigten Zone ist und durchaus nicht eine subtropische Art, ist zweifelsohne dadurch zu erklären, daß sie nicht im Frühling, sondern im Mai oder Juni blüht; die südamerikanischen Arten müssen hier unter allen Umständen sehr gut gedeihen. Überhaupt werden hier in Indien nur Versuche mit den hier schon seit lange bekannten und kultivierten Pflanzen (Zuckerrohr, Reis und Kaffee, nebst Tabak) gemacht; um andere Sachen kümmert sich kein Mensch, auch die Regierung nicht!

Nr. 31. **Desmodium strangulatum** W.-A. Prodr. I. 228.
(Leguminosae.)

Wight, Icones III, tab. 985. Miquel, Flora von Ned. Indie I, 2, 254.

Eine Kletterpflanze mit unten holzigem Stengel, welcher behaart und undeutlich dreieckig ist. Blätter langgestielt, dreiteilig, oben leicht, unten stark behaart, die seitenständigen schief-eirund, das endständige Blättchen zugespitzt; Blumentrauben behaart, achsel- oder endständig, 2—3 zusammen, Blumenstielchen fadenförmig, lang, Kelch glockenförmig, zweilippig; Fahne umgekehrt-eirund, Staubgefäße zur Hälfte verwachsen; Fruchtknoten gestielt mit vierlichen; Schote meist dreigliedrig, sehr stark behaart.

Diese Desmodium-Art ist nicht, wie Miquel sagt, „non raro procumbens“, sondern sie kriecht oder klettert immer und dreht sich außerordentlich fest um andere Pflanzen, derart, daß sie diese im wirk-

lichen Sinne erstickt; der Name strangulatum ist also sehr zutreffend.

Die feuerroten Blumen sind sehr auffallend, es wäre die Pflanze für das Gewächshaus zweifelsohne zu empfehlen; leider habe ich bei den von mir kultivierten Exemplaren nur Blüten aber keine Früchte bemerkt; dessenungeachtet werde ich versuchen Samen zu bekommen; die Pflanze ist meines Wissens noch nie in Europa eingeführt.

Zweifelsohne gibt es noch eine Menge Planzen welche für das Warmhaus zu empfehlen wären und noch nie in Kultur gekommen sind.

Nr. 32. **Agave americana** L., Sp. Pl. 323.
(Amaryllideae.)

Bot. Mag. 65, tab. 3654.

Diese allgemein bekannte, aber in Europa selten blühende Pflanze ist ein im tropischen Amerika heimisches Gewächs mit (hier am Platze) bis 3 m langen und 40 cm breiten, dornig gezähnten, von einem scharfen Enddorne versehenen Blättern; der Schaft ist hier ca. 12 m hoch und teilt sich oben in Äste, welche zahllose, in Bündeln stehende, blaßgelbe Blumen tragen, aus denen ein zäher, stark und unangenehm riechender Honig träufelt. Hier am Platze hat sich der Schaft nach 1 Monat noch nicht ganz entwickelt. In Spanien soll die Pflanze schon im Alter von 10 Jahren blühen; das hiesige Exemplar ist 15 Jahre alt.

Bekanntlich hat diese Agave in Mitteleuropa 50—80 Jahre nötig, bevor sie blüht.

Wie mir aus Amerika mitgeteilt wird, ist diese Art nur ausschließlich Dekorationspflanze und sind alle Angaben über Gebrauch der Faser oder des Saftes absolut falsch; diese Angaben beziehen sich auf eine ganz andere Art. Das hier nunmehr blühende Exemplar gehört zu der zu beiden Seiten des Blattes gelbgestreiften Varietät. Die ganze Pflanze mit Stamm ist 12 m hoch. Daß dieses Wüstengewächs hier im feuchten Klima gedeiht, ist sehr merkwürdig; verschiedene andere Arten der Gattung Agave gedeihen hier ebenfalls.

Nr. 33. **Hippeastrum vittatum** Herb. App. 31 (1821).
(Amaryllideae.)

Amaryllis vittata L'Her. Bot. Mag. 4, tab. 129. Redouté Lil. I, tab. 10. Bot. Reg. 12, tab. 988.

Ein bekanntes Zwiebelgewächs; Zwiebel rundlich, braunschalig; Blätter riemen-lanzettförmig, rinnenförmig; Schaft 4—6 blumig; Blumen groß; wohlriechend, trichterförmig; Einschnitte weiß mit 2 roten Längsstreifen, am

Rande kraus, lanzettförmig; Kapsel 3furchig, 3fächerig, 3klappig; Samen flach, mit schwarzer Haut umgeben.

Von den Anden Peru's stammend und bereits im Jahre 1769 in Europa eingeführt, gedeiht diese Pflanze hier am Platze, als ob sie hier heimisch wäre und fruktifiziert vollständig, was denn auch wohl der Fall sein wird mit anderen Arten und Varietäten derselben Gattung. Das hiesige Klima scheint ihnen außerordentlich zu gefallen und Feinde unter den Insekten scheinen sie nicht zu haben, denn die Blumen entfalten sich immer vollständig; die Pflanze wächst hier das ganze Jahr hindurch sehr üppig; sie scheint sich sogar durch ausgefallenen Samen in der Wildnis verbreiten zu wollen, denn ich fand sie schon hier und da am Wege.

Nr. 34. **Grevillea Banksii** R. Br. in Trans. Linn. Soc. X (1809), 176.
(Proteaceae.)

Bauer, Illustr. Fl. Nov. Holl., tab. 9. Bot. Mag., tab. 5870.

Ein 1—2 m hoher Strauch mit fiederteiligen Blättern; Blätter oben glatt, unten seidenartig behaart; Einschnitte verlängert lanzettförmig; Perigon filzig; Griffel glatt; Staubbeutel in den vertieften Spitzen der Teile des Perigons eingesenkt; Griffel aufsteigend; Narben schief, niedergedrückt; Balgkapsel holzig, 1fächerig, 2samig; Samen gerändert; Blumen dunkelrot.

Eine sehr schöne, hier ausgezeichnet gedeihende australische Pflanze, welche hier am Platze fortwährend blüht und fruktifiziert. Sie ist heimisch in Queensland und beschrieben in Bentham's Flora V, p. 434. Eben weil sie nur ca. 2 m hoch wird, ist sie fürs Warmhaus, auch für ein kleines, oder auch fürs Kalthaus sehr geeignet. Eine Reihe dieser Pflanzen nebeneinander gibt einen schönen Anblick.

Die australische Flora scheint hier im großen und ganzen sehr gut zu gedeihen, obwohl das hiesige Klima doch ganz sicher bedeutend feuchter ist als irgendwo in Neu-Holland; sogar ausgesprochene Wüstenspezies habe ich versucht, sie gedeihen ziemlich gut, wenn manche hier auch nicht blühen. Nur wenige, wie z. B. Clianthus Dampieri, „the Desert Pea", gedeihen überhaupt nicht. Bekanntlich kommen die Proteaceen fast nur ausschließlich südlich vom Äquator vor und gehören speziell Südafrika und Neu-Holland an.

Nr. 35. **Crinum capense** Herb. Amaryll. 269.
(Amaryllideae.)

Bot. Mag. 53, tab. 2688. Bot. Reg. 7, tab. 546.

Ein Zwiebelgewächs aus Südafrika mit eiförmig verlängerter Zwiebel, rinnenförmigen, graugrünen, schlaffen, schmalen und verlängert zugespitzen, scharfrandigen Blättern; Schaft bis 1 m hoch, Dolde 2 bis 20blumig; Blumen mit schlaff gekrümmter Röhre, der Rand trichterförmig, kürzer als die Röhre; Fruchtknoten vielsamig.

Diese Pflanze gedeiht hier eben so üppig wie Hippeastrum vittatum; sie trägt statt Samen fast nur Brutknöllchen. Die sehr langen Blätter (daher das Syn. Amaryllis longifolia) reichen bis zur Erde.

Bis jetzt habe ich von der südafrikanischen Flora noch keine Arten versucht, welche absolut nicht vegetieren; es sind mir solche noch nicht vorgekommen trotzdem ist das südafrikanische Klima viel trockener und die Winter sind mit ihrem oft ziemlich starken Frost, speziell in den Gebirgsgegenden, durchaus nicht mild; jedenfalls ist das Klima nicht mit dem hiesigen zu vergleichen; Frost ist hier absolut ausgeschlossen.

## Nr. 36. **Cypella plumbea** Lindl.

(Irideae.)

Bot. Reg. (1838) Misc. 71. Bot. Mag. 65, tab. 3710. Flore des Serres 4, tab. 395 (Phalocallis).

Ein brasilianisches Zwiebelgewächs; Zwiebel klein, dunkelbraunschalig; Schaft knotig, ästig, beblättert, am Platze bis über 1 m hoch; Blätter scheidig, linien-schwertförmig, faltig genervt; äußere Teile des Perigon verkehrt eirund-keilförmig; groß, bleifarbig-blaßblau, die inneren klein, geigenförmig, inwendig gebartet; gelb und blaßblau, am Grunde bunt; Kapsel 3fächerig, 3klappig, Fächer mehrsamig; Samen braun, flügelrandig.

Diese Iridee wächst, blüht und fruktiziert fast unaufhörlich und scheint hier ein neues Vaterland gefunden zu haben. Wahrscheinlich wird sie sich durch Samenausfall bald verbreiten und hat denn die indische Flora wieder eine Art mehr bekommen, welche bald als einheimisch betrachtet werden wird. Wie schon bemerkt, wird alles, was hier gedeiht, bald „heimisch“.

Aus Paraguay erhielt ich Samen einer neuen Cayaponia-Art; nach 3—4 Monaten ist die Pflanze heute, 24. Dez., schon 20 m lang, blüht aber noch nicht; das Blühen wird vielleicht in der nächsten Trockenzeit zu erwarten sein; vielleicht hat sie bis dahin die doppelte Länge, also 40 m erreicht. Eine andere Kletterpflanze (Ipomaea

chrysantha [?], wohl I. tuberosa) hat in 5 Monaten 30 m Länge erreicht und wächst noch immer weiter, hat aber auch noch nicht geblüht. Bei dem jetzigen Regenwetter ist das Wachstum mancher Pflanzen ein ungeheures, wovon man sich in Europa niemals eine Vorstellung machen kann. Pflanzen, denen der Regen nicht schadet, wachsen eben dadurch um so üppiger.

Nr. 37 [1]). **Erythrina lithosperma** Bl. Cat. Hort. Brg.

Miquel, Flora v. Ned. Indie, I, 2, 209. E. secundiflora Brot., Transact. Linn. Society 14, p. 340, tab. 12. D. C. Prodr. II, 412.

Ein bis 20 m hoher Baum mit weißer Rinde, Stamm und Zweigen, welche mit scharfen Stacheln versehen sind; Blätter dunkelgrün; junge Zweige mehlig bestäubt; Blättchen eirund, zugespitzt, glatt, Blumen scharlach in kurzen, dichten Trauben; unterer Teil der Schote platt, ohne Samen, nicht aufspringend, oberer Teil kürzer und schmäler, aufspringend, mit 1—4 großen dunkelroten Samen.

Diese Pflanze wird als Schattenbaum für Kaffeepflanzungen benutzt, obwohl der „Schatten“ wenig bedeutet; sie kommt wild in Burma vor und wird auch in Britisch-Indien als Stütze für Kletterpflanzen benutzt.

Die Samen dieses Baumes findet man überall am Boden liegend, weil die Pflanze massenhaft kultiviert wird.

Viele andere von mir versuchte Arten der Gattung Erythrina gedeihen entweder sehr schlecht oder gar nicht (wie die E. Crista Galli); dies ist wieder eine Ausnahme, sonst gedeihen die subtropischen Pflanzen hier so ziemlich alle; sehr interessant sind eben diese Ausnahmen; die Frage nach der Ursache dieses Phänomens bleibt ganz offen, denn warum gedeiht z. B. E. caffra aus Südafrika hier sehr schlecht, während C. indica aus Britisch-Indien es schon besser macht und die brasilianische C. Crista Galli nur einzelne Blätter treibt und überhaupt nicht gedeiht? Das Klima der Gegend in Brasilien, wo die Crista Galli wild wächst, kann doch unmöglich so enorm viel mit dem hiesigen differieren!

Nr. 38. **Cycas revoluta** Thnb. Fl. Jap. 229.
(Cycadeae.)

Bot. Mag., 57, tab. 2963, 2964. Trans. Linn. Soc., VI, tab. 29, 30.

---

1) Siehe Nr. 19; oben etwas ausfürlicher besprochen.

Ein bis 3 m hohes Exemplar steht hier im Garten und ist ca. 15 Jahre alt; Stamm braunfilzig; Wedel kammförmig gefiedert; Blättchen linienförmig scharf gespitzt, steif, am Rande zurückgerollt, glatt, glänzend.

Das Exemplar hier im Garten ist ein weibliches; dessenungeachtet und obwohl auch kein männliches Exemplar in der Nähe, habe ich vor kurzen Samen gesammelt, welche nunmehr gekeimt sind.

Mit den japanischen Pflanzen scheint es genau so zu sein wie mit den anderen aus dem Norden stammend: manche gedeihen, andere wollen absolut nicht wachsen. Was davon die Ursache ist? Camellia japonica gedeiht hier nicht, während obige Cycadee hier ganz gut gedeiht, ebenso soll die Aucuba japonica sogar im Tieflande gedeihen. Diese Pflanze hat bei mir in Middelburg den Winter 1890/1891 mit — 15° C überstanden!

Nr. 39. **Bougainvillea spectabilis** W. Sp. Pl., II, 348.
(Nyctagineae.)

Lam., Encycl., tab. 294. Bot. Mag., 80, tab. 4811.

Eine hier ca. 25 m lange Schlingpflanze; Äste dornig, weichhaarig; Blätter abwechselnd, gestielt, eirund, langgespitzt, weichhaarig; Blumenstielchen winkelständig, dreiblumig; Blumen grün, inwendig am Rande gelb; Brakteen groß, rosenrot; Perigon korollinisch, röhrig, 10zähnig, gefaltet; Staubgefäße am Grunde in eine Röhre vereint; Samen vom Perigon bedeckt.

Diese Pflanze ist hier aus einem benachbarten Garten übergesiedelt, obwohl ich nie Samenbildung bemerkt habe; die Distanz, welche den hiesigen Garten von den benachbarten trennt, ist ziemlich groß; die Sache ist mir also unerklärlich; weil die Samen nie in den Katalogen von europäischen Samenhandlungen angeführt sind, scheint die Fruktifikation auch dort nie stattzufinden.

Die Bougainvillea kam in Europa in Kultur im Jahre 1829, es wurde als Vaterland Mexiko genannt. Am 12. Oktober d. J. stand die Pflanze hier in voller Blüte. Sie klettert in einen Weidenbaum hinein, welcher allem Anschein nach Salix alba ist; es ist ein Exemplar von ca. 10 m Höhe; wie dieser europäische Baum hier gedeihen kann, ist mir unerklärlich; die Salix blüht hier im Juni; sie ist allerdings auch im westlichen Asien heimisch, aber doch noch keine Tropenpflanze, obwohl sie auch im nördlichen Afrika vorkommt; vielleicht erklärt dieser letztere Umstand das Gedeihen.

Nr. 40. **Sambucus javanica** Reinw. ex Blume, Bydr. 657.
(Caprifoliaceae.)

Flora, 1845, p. 243. D. C. Prodr., IV. 322.

Ein 1—2 m hoher Strauch mit unpaarig, gefiederten Blättern; Blättchen 2—5, länglich, an der Basis gleich oder ungleich, elliptisch oder lanzettförmig zugespitzt, scharf gezähnt; die unteren Zähne drüsentragend; Afterdolde 3—5 strahlig; Hülle 3—5 blättrig mit linienförmigen Blättchen; Hüllchen fehlend; Blumen zweigeschlechtlich oder steril; Beere grüngelb, gestreift, 3 samig.

Dieser Strauch kommt hier viel in den Ravinen vor doch ist der Geruch der Blüten fast nihil; Samen habe ich nur selten gefunden.

Aus Samen erzogene Pflänzchen der Sambucus nigra stehen jetzt sehr frisch und gesund da, es scheint diese rein europäische Spezies hier wirklich gedeihen zu wollen; bis jetzt habe ich hier in Indien nirgends den Hollunderbaum gesehen, es scheint also niemals ein Versuch gemacht zu sein denselben hier zu kultivieren; wenn man europäische Pflanzen versuchte, so war es in Buitenzorg, also in einem Klima, welches schon von vornherein als vollständig ungeeignet betrachtet werden muß! Ich glaube, daß hier am Platze außer Stauden und Sommergewächsen noch viele Bäume oder Sträucher aus Mitteleuropa gedeihen können, wenigstens bei sorgfältiger Behandlung und fortgesetzter Kultur.

---

Obwohl uns diesmal ein starker Westmonsun vorhergesagt wurde, ist der Regenfall nicht so besonders stark und haben wir auch noch keinen starken Wind gehabt; vielleicht bekommen wir im Januar das Fehlende.

Ich werde jetzt anfangen das Blühen der diversen Pflanzenarten zu notieren, ebenso die Daten des Säens; man könnte in dieser Weise die Lebensgeschichte jeder einzelnen Art genau nachgehen; weil man hier diese Beobachtungen das ganze Jahr hindurch vornehmen kann, ist die Gelegenheit dazu hier entschieden besser als in Europa. Von einigen Orchideen notierte ich mir bereits die Daten des Blühens, aber es scheint, daß der Zeitraum zwischen den verschiedenen Daten durchaus nicht ein und derselbe ist. Dies habe ich schon bei verschiedenen Pflanzen beobachtet. Daß solches in Europa, wo das Wetter in einem Jahr ganz anders ist als im anderen, der Fall, ist sehr erklärlich; hier aber ist wenigstens die Temperatur fast jeden Tag

genau dieselbe, speziell jetzt in der Regenzeit. Um so interessanter ist die Erscheinung, daß keine Regel in dieser Beziehung zu bestehen scheint. Bei den Pflanzen, welche das ganze Jahr hindurch blühen, gibt es oft eine kurze Pause, worin das Produzieren der Blüten abnimmt, um aber bald wieder stärker zu werden.

### Nr. 41. **Heeria subtriplinervia** Triana.
(Melastomaceae.)

Trans. Lim. Soc., XXVIII (1871), 34. Heterocentron, A. Br. et Bouché, Gartenflora, 1862, tab. 354. Rhexia elegans Bonpl., Spach, Suites, tab. 30.

Ein bis 3 m hoher Strauch; Stengel und Äste vierkantig, Blätter oval, stumpflich, in dem Stiel verschmälert, fast federnervig, angedrückt-behaart, Blumen weiß, auswendig rosenrot in Endrispen; Kelchröhre glockenförmig, angedrückt-borstig, Kelchrand mit vier lanzettförmigen, langgespitzten Einschnitten; Petalen vier, breit-verkehrt-eirund; Staubgefäße abwechselnd länger; Staubbeutel länglich, stumpf, einporig, an den längeren Staubfäden mit einem Konnektiv, am Gelenke mit zwei keulenförmigen Borsten, an den kürzeren am Grunde zweihöckerig; Staubbeutel gelb, Kapsel im Kelch eingeschlossen, vierfächerig, vierklappig.

Diese mexikanische Pflanze wächst hier sehr üppig, fruktifiziert aber nicht; sie hat sich schon ziemlich weit verbreitet und wird bald verwildert als einheimisch auftreten; die in die Erde gebrachten Stecklinge wachsen sofort weiter.

Obwohl, wie bereits gesagt, vieles aus Mexiko hier gedeiht, so habe ich doch mit Pinus Montezumae und P. leiophylla kein Resultat gehabt; die Pflanzen sind jetzt, nach 1 Jahre, 10 cm hoch!

### Nr. 42. **Acacia Farnesiana** W. Sp. Pl. IV, 1083.
(Leguminosae.)

Duhamel, Arbres ed. nov. II, tab. 28. Lamarck, Encycl., tab. 846. Miquel, Flora von Ned. Indie, I, 1, 7.

Ein hier bis 5 m hoher Strauch; Stamm braun, mit gepaarten Dornen; Spitzen der Ästchen, Blatt- und Blumenstielchen etwas filzig; Blätter doppelt gefiedert; Fiedern 5—8jochig; Blättchen 15—20jochig, linienförmig, glatt; zwischen dem untersten (oft auch zwischen dem obersten) Fiederpaare eine Drüse; Köpfchen gestielt, goldgelb, wohlriechend, winkelständig; Hülse etwas gekrümmt, schwarz, zweiklappig.

Diese westindische und südamerikanische Pflanze, obwohl jetzt überall in den Tropen kultiviert und verwildert, wird auch hier fast in jedem Eingeborenengarten vorgefunden; ich habe die Spezies aber bis jetzt noch nirgends in der Wildnis gefunden, es scheint das feuchte Klima ihr doch nicht ganz zu gefallen, was auch schon daraus hervorgeht, daß, bei dem jetzigen tagtäglichen Regenwetter, die Früchte an der Pflanze faulen. Es schwitzt eine Quantität Gummi aus dem Stamm, welcher von den Eingeborenen als Gummi arabicum benutzt wird; außerdem parfümieren sie sich die Kleider mit den starkriechenden Blüten, doch finde ich den Geruch mancher neuholländischen Spezies (wie z. B. der A. suaveolens) weit angenehmer; beide Arten blühen in meinem Garten und zwar fast das ganze Jahr hindurch. Augenblicklich (31. Dezember) ist die A. suaveolens nur eine einzige Blumenmasse, einige wenige Exemplare parfümieren den ganzen Garten.

## Nr. 43. **Salvia farinacea** Bth.

(Labiatae.)

Benth, Labiatae Gen. et Sp. 274.

Staude, bis 1 m hoch, ganz oder nur oben mehlig bestäubt; untere Blätter eirund oder eirund-lanzettförmig, mit stumpfer, keilförmiger oder seltener fast herzförmiger Basis, grob und unregelmäßig gesägt, auf langen Stielen; obere lanzett- oder linien-lanzettförmig, bisweilen ganz; Kelch sehr dicht und weich, weißwollig, röhrig, 3 zähnig, Zähne sehr kurz; Krone violettblau, sehr wohlriechend.

Diese in Texas und Mexiko heimische Labiate gedeiht hier sehr gut und liefert vollständig reife Samen. Der Geruch der Blüten ist äußerst fein und angenehm; diese Pflanze sollte man in Europa im Kalt- oder Lauwarmhause in Masse kultivieren. Diese Spezies hält sich trotz der niederstürzenden Regenmassen sehr gut. Ich zählte an einer einzigen Pflanze über 300 Blüten! Sie ist eigentlich mehr ein Halbstrauch, denn die Stengel werden unten holzig, und verlangt nahrhafte Erde, wächst dann aber auch sehr üppig. Diese Spezies wird hier viel kultiviert.

## Nr. 44. **Melia Azedarach** L. Sp. Pl. 384.

(Meliaceae.)

Bot. Mag., 27, tab. 1066. Wight, Icones Pl. Ind. Or. I, tab. 160.

Ein hier bis 3 m hoher Strauch; Blätter doppelt gefiedert, abfallend; Blättchen glatt, eingeschnitten, oft 5- oder vielteilig; Blumen hellviolett, mit dunklerem Nectarium, wohlriechend, traubig; Steinfrucht gelb, giftig, 5fächerig; Kelch 5zähnig, Corolla 5blättrig.

Eine im Himalayagebirge heimische Pflanze, welche hier ausgezeichnet gedeiht; nach der Fruchtreife stirbt der Stengel ab, treibt aber unten wieder aus; Früchte liefert die Pflanze massenhaft.

Viele Himalayagewächse gedeihen hier ganz gut; es gibt aber auch wieder Ausnahmen, sogar unter Arten, welche verhältnismäßig nicht sehr hoch im Gebirge ansteigen. Arten, welche nur in Höhen von 4000—5000 m vorkommen, gedeihen im großen und ganzen aber nicht.

Dieselbe Beobachtung scheint man auch unten im Tieflande schon gemacht zu haben mit Bezug auf Arten, welche man a priori als vollständig ungeeignet für das heiße Tropenklima betrachten soll. Amaryllis Belladonna z. B. will unten absolut nicht blühen, während Viola odorata nach ganz zuverlässigen Angaben unten besser gedeiht als hier, wo jetzt in der Regenzeit fast keine Blüten, aber wohl eine Unmasse Blätter produziert werden.

Nr. 45. **Curculigo recurvata** Dryand in Ait. Hort. Kew. ed. II, 2, 253.
(Amaryllideae.)

Bot. Reg., 9, tab. 770. Miq., Flora v. Ned. Indie, III, 585. Roxb., Flora Ind., II, 145.

Pflanze bis 60 cm hoch; Blätter lanzettförmig länglich, an beiden Enden geschmälert, langgespitzt, vielnervig; Schaft sehr kurz, mit einem zurückgekrümmten Kopfe mit lanzettförmigen, braunen, behaarten Brakteen und gelben Blumen; Perigon präsentiertellerförmig, die Röhre vom Grunde bauchig, fadenförmig, mit dem Griffel verwachsen, der Rand 6teilig, flach abstehend, abfallend, 3 Narben; Beere 1—2fächerig, wenigsamig. Diese in den Ravinen überall wachsende Amaryllideae wird oft, wenn nicht in Blüte, mit einer Orchidee verwechselt; der javanische Name ist „Godong tlotoh“. Die breiten Blätter werden zum Einpacken benutzt. Von anderen Arten derselben Gattung benutzt man auf Borneo die Faser.

Nr. 46. **Sutherlandia frutescens** R. Br. in Ait, Hort. Kew. ed II, IV, 327.
(Leguminosae.)

Bot. Mag. 6, tab. 181.

Halbstrauch bis 2 m hoch; Äste seidenhaarig, filzig, grauweiß; Blätter gefiedert; Blättchen elliptisch länglich, klein, oben dunkelgrün,

unten grauweis seidenhaarig filzig, Blumen karmoisinscharlach, traubig; Kelch 5zähnig, Fähnchen ohne Schwielen, mit zurückgefalteten Seiten; Nacken länglich, kürzer als das Fähnchen; Flügel sehr kurz, Narbe an der Spitze des Griffels, welcher hinten der Länge nach, vorn unter der Spitze quer gebartet ist. Hülse aufgeblasen, rauschend.

Diese Pflanze hatte ich früher blühend im Freien und ganz ohne Schutz; das Exemplar blühte und trug auch Früchte, aber vor der Reife ging die Pflanze ein; jetzt habe ich verschiedene Exemplare vor Regen geschützt und an einer Wand emporgeleitet; ein's davon blüht und fruktiftziert, geht aber nunmehr ebenfalls urplötzlich ein; braucht nun diese Spezies beim Fruktifizieren sehr wenig Wasser oder aber liegt hier etwas anderes vor? Ich werde nunmehr junge Pflanzen, wenn die Niederschläge abnehmen, aussetzen und müssen diese somit in der Trockenzeit blühen; ich werde dann sehen, ob die Pflanzen wieder urplötzlich eingehen oder nicht und somit feststellen können, ob die Feuchtigkeit die Ursache des Absterbens ist. — Das südafrikanische Klima ist jedenfalls bedeutend trockener als das hiesige.

## Nr. 47. **Thuya orientalis** L. Sp. Pl. 1002.
(Coniferae.)

Sieb, Flora Jap., tab. 118. Watson Dendr. II, tab. 149. Illustr. Hortic., 1862, tab. 324.

Ein hier bis 8 m hoher Strauch oder kleiner Baum; Äste und Ästchen steif aufrecht oder abstehend, zusammengedrückt; Blättchen angedrückt, eirund rautenförmig, die nach oben gekehrten auf dem Rücken mit linienförmiger Drüse; männliche Kätzchen eiförmig; Zapfen mit 4reihigen, dachziegeligen, fast holzigen, länglichen, auf dem Rücken stachelspitzigen, am Grunde 2samigen Schuppen; Samen ungeflügelt.

Diese chinesisch-japanische Pflanze gedeiht hier ausgezeichnet und fruktifiziert auch sehr gut; man sagt, daß sie auch unten im Tieflande gedeiht; wie ich mich überzeugt habe, ist der Boden dort aber fast überall sehr schlecht und speziell in den Städten keine gute Lauberde zu bekommen, daher denn auch fast nichts kultiviert werden kann; man hilft sich mit Schutt und Dünger! Wo wirklich guter Boden vorhanden ist, gedeiht alles viel besser, wenn auch die weißen Ameisen manches zerstören, was im Freien ausgesetzt wird.

Die obige Nadelholzart hatte ich in Middelburg im Garten, wo sie den Winter 1890/1891 mit — 15° C ohne Schaden durchgemacht

hat; wie ist es nun aber möglich, daß dieser, doch ganz sicher aus einem Lande mit strengen Wintern stammender Strauch oder Baum hier im subtropischen und sogar im tropischen Klima gedeiht? Es scheint hier wieder eine Art vorzuliegen, welche als für jedes Klima vollständig gleichgültig zu sein betrachtet werden muß; wie schon früher gesagt, gedeiht hier durchaus nicht jeder japanische oder chinesische Strauch oder Baum; wie ich aus Erfahrung weiß, gedeiht sogar manche Staude aus China und Japan hier nicht.

Nr. 48. **Cupressus Lindleyi** Klotsch, ex Endl. Syn. Conif. 59. (Coniferae.)

Gordon, Pinetum 61, Pinetum Woburn. 190. Regel, Gartenflora 1857, 346.

Hier bereits ein 10 m hoher Baum, 4 Jahre nach der Aussaat; Ästchen steif, vierkantig; Blätter dicht dachziegelig, eirund, spitz, gekielt, auf dem Rücken mit eingedrückter Drüse; Zapfen kugelig; Schuppen graugrünlich, eben, kurz stachelspitzig; männliche Kätzchen zylindrisch, endständig, fast kugelig; Schuppen der Zapfen holzig, fast kreisrund, eckig, vielsamig, Samen zweiflügelig.

Wenn man vom Gedeihen einer Pflanze hier am Platze sprechen soll, so kommt dieses mexikanische Nadelholzgewächs in erster Reihe; 4 Jahre alte, aus Samen gezogene Pflanzen sind bereits zu 10 m hohen prachtvollen Bäumen emporgewachsen! Die Exemplare sehen so gesund und frisch aus, wie es nur möglich ist. Aus welcher Gegend Mexikos diese Art stammt, ist mir unbekannt, voraussichtlich nicht aus der Region der strengen Winter! Die Pflanzen tragen schon Zapfen.

Im allgemeinen scheinen die Cupressus-Arten hier sehr gut zu gedeihen, entschieden viel besser als die von mir versuchten Pinus-Arten (P. Montezumae und P. leiophylla); sie gedeihen am besten von allen von mir bis jetzt versuchten Koniferenarten; weil ich sie hier in der Gegend nirgends angepflanzt finde, ist es deutlich, daß sie, wie so viele Tausende anderer Pflanzen, nie versucht wurden.

Nr. 49. **Thunbergia fragrans** Roxb., Pl. Corom. I, 47, tab. 67. Bot. Mag., 44, tab. 1881.

Ein bis 10 m langes Schlinggewächs; Blätter fast herzförmig, langgespitzt, nach dem Grunde zu fast eckig-gezähnt, weichhaarig, Blumen weiß; Kelch zwölfzähnig, von zwei Brakteen gestützt; Corolla trichterglockenförmig, mit fünfspaltigem, fast gleichem, abstehendem Rande; Narbe fast zweilippig, Kapsel geschnabelt, zweifächerig, 2—4samig;

Samenbehälter in ein hornartiges Näpfchen erweitert; Blätter gegenständig.

Obwohl diese Pflanze hier in Indien heimisch sein soll, habe ich sie noch nie wild gefunden; vielleicht kommt sie hier und da verwildert vor und wurde aus Britisch-Indien eingeschleppt. Geruch besitzen die Blumen absolut nicht; davon habe ich mich öfters überzeugt, der Autor muß entschieden im Irrtum gewesen sein. Die Blüten erscheinen fast unaufhörlich; die Pflanze scheint aber Sonne zu lieben, denn im Schatten gedeiht sie nur kümmerlich. Die Blätter haben einen eigentümlichen Geruch (keinen angenehmen).

Eine Unmenge hier sogenannter heimischer Pflanzen sind zweifelsohne britisch-indischer Herkunft; eine weitere größere Anzahl stammt aus Westindien und Brasilien; fortwährend geht eine Mischung der Floren anderer Länder mit der malaiischen vor sich. Diese Mischung ist wohl in allen Ländern der Erde und speziell zwischen den Wendekreisen der Fall, viel mehr als die Mischung der verschiedenen Floren des gemäßigten Klimas, weil die Bedingungen für das Pflanzenleben hier so viel günstiger sind und die Vegetation niemals durch Winterkälte gestört, sondern nur viele Monate lang gehemmt wird.

## Nr. 50. **Wistaria chinensis** D. C., Prodr. II, 390.

Leguminosae.

Bot. Mag., tab. 2083. Bot. Reg., tab. 650. Sweet, Brit. Flow. Gard. III, tab. 211.

Ein bis 7 m (in Japan viel länger) langer Schlingstrauch; Blätter gefiedert, Blättchen 9—11, gegenüberstehend, gestielt, länglich-lanzettförmig, langgespitzt, ganzrandig, etwas wellenförmig, in der Jugend seidenhaarig; Trauben hängend, dicht, reichblumig; Blumen wohlriechend; das Fähnchen bläulich weiß, mit gelben Schwielen; Nachen und Flügel hellblau oder blaßbläulich-lilaförmig; variiert mit weißen Blumen; Kelch glockenförmig, fast 2lippig; Oberlippe kurz 2zähnig, die untere aus 3pfriemenförmigen Zähnen bestehend; Fähnchen der Corolla 2schwielig; Flügel mit dem 2spitzigen Nachen gleichförmig; Nektarröhre den Fruchtknotenstiel umgebend; Hülse fast gestielt, lederartig, 2klappig, 1fächerig, an den Samenstellen etwas angeschwollen; Blätter unpaarig gefiedert, ohne Afterblätter, abfallend.

Hier im Garten habe ich eine weißblühende Varietät dieser Pflanze, welche in 4 Jahren zweimal blühte, und zwar jedesmal wenu das Exemplar eine zeitlang blätterlos war, was in der Trockenzeit der Fall ist; natürlich würde künstliches Trockenhalten der Pflanze dasselbe hervor-

rufen; jetzt fängt die Pflanze wieder an zu treiben; fruktifiziert hat sie aber noch nicht; die Blumen fielen ab ohne Fruchtansatz. Ich werde versuchen sämtliche Stengel, bis auf einen einzigen, einzustutzen; vielleicht habe ich damit ein Resultat, sonst kann von einem eigentlichen Gedeihen keine Rede sein.

---

Nachdem wir hier einen ganzen Monat lang tagtäglich Regen und sogar in den letzten Tagen stärkeren Wind gehabt hatten, ist es jetzt entschieden besser geworden und das Barometer um $1^1/_2$ mm gestiegen; die tagtägliche Mittagsminima des Luftdruckes, wie solche überhaupt überall in den Tropen vorkommen, lassen ein Steigen oder Fallen des Barometers nur am Morgen feststellen, weil der Luftdruck um ca. 3 Uhr p. m. regelmäßig zunimmt, bis 8 Uhr a. m.; in der Zwlschenzeit (8 a. m.—3 p. m.) fällt das Barometer; in der Trockenzeit bringt das Fallen des Barometers aber gewöhnlich nur eine schwere oder leichte Zunahme der Bewölkung, aber keinen Regen; dessenungeachtet fällt der Regen in 90% von allen Fällen während den Nachmittagsstunden; sehr selten regnet es morgens und auch selten nachts. Die Barometerstände werden vom australischen Kontinent beherrscht, die nordwestliche Station Port Darwin ist als Vorposten zu betrachten, wie denn auch das Observatorium in Batavia seine Prognosen für das kommende Wetter in den nächstfolgenden Monaten nach den Beobachtungen in Port Darwin berechnet; eine gründliche Änderung des Wetters geht hier sehr langsam, weil die Stürme und schwere Barometerminima hier niemals auftreten können, ebensowenig wie Orkane; starker Wind kommt zwar vereinzelt vor, aber kein Sturm. Übrigens ist hier, bei dem starken Sonnenlichte, sehr schnell alles getrocknet, es ist bestimmt notwendig, daß es wenigstens dreimal in der Woche ordentlich regnet; seit 3 Tagen ist jetzt (9. Januar) kein Regen gefallen. Von einem Eingehen durch Dürre von Bäumen und Sträuchern ist hier aber niemals die Rede, im vorigen Jahre sind eine Menge Stauden, ohne Begießen, durch die fast 6 Monate dauernde Trockenzeit lebend durchgekommen.

### Nr. 51. **Camellia japonica** L, Sp. Pl. 698.
(Ternstroemiaceae.)

Bot. Mag., 2, tab. 42, 40, tab. 1654, 1670. 52, tab. 1571, 2577. 54, tab. 2745.

Ein hier am Platze in 4 Jahren nur 40 cm hoher Strauch; Blätter eirund, oval oder oval eirund, mehr oder weniger langgespitzt, lederartig, glänzend, scharf gesägt, mehr oder weniger mit dem Rande zurückgebogen; Blumen endständig ansetzend, rot oder weiß; Kelch aus 5—7 dachziegelig liegenden Blättern bestehend; Petalen 5—9; Staubgefäße unten in ein, bisweilen in mehrere Bündel verwachsen; Kapsel holzig, 3fächerig, 3klappig, 3samig.

Diese bekannte japanische Pflanze will hier weder im Topf noch im Freien gedeihen; wie oben gesagt, ist das Exemplar in meinem Garten nach 4 Jahren nur 40 cm hoch! Die Camellia Thea wächst, blüht und fruktifiziert dagegen sehr gut. Daß man, wenn eine Spezies einer Gattung nicht gedeihen will, daraus Schlußfolgerungen für die übrigen Arten absolut nicht machen kann, davon habe ich schon viele Beweise gesehen, sogar bei Arten, welche aus ein und derselben Gegend stammen. Es scheint also die Anpassungsfähigkeit bei jeder Spezies zu differieren. Die Camellia treibt hier nur hin und wieder einzelne Blätter, weiter aber nichts. Es würde sehr interessant sein, wenn man die Ursache dieses sonderbaren Verhaltens ermitteln könnte! Die C. japonica soll eine Waldpflanze sein; ich habe sie deshalb schattig gestellt. Es scheint aber, daß sie aus einer Gegend stammt mit ziemlich strengem Winter, denn sie zeigt dieselben Symptome der anderen aus kalten Ländern stammenden Sträucher, die für kurze Zeit sich entwickeln und dann wieder in Ruhezustand geraten.

Nr. 52. **Gardenia florida** L. Sp. Pl. ed II, 305.
**Gardenia jasminoides** Ellis in Phil. Trans. Li. II (1761), 935.
(Rubiaceae.)

Bot. Mag., 53, tab. 2627, 61, tab. 3349. Bot. Reg., 6, tab. 449.

Ein hier bis 4 m hoher Strauch; Blätter elliptisch oder oval, an beiden Endeu mehr oder weniger geschmälert, zugespitzt, glänzend grün; Blumen einzeln endständig, trichterförmig, weiß, sehr wohlriechend; Kelch 5teilig oder 5zähnig, mit eiförmiger Röhre; Corollarand 5—9teilig; vor dem Aufblühen zusammengedreht; Staubbeutel ansitzend; Narbe 2lappig; Beere fleischig, mit dem Kelche gekrönt, unvollkommen 2 bis 5fächerig; Samen klein, zusammengedrückt, in einem weichen Marke eingenistet.

Dieser chinesische, in Japan kultivierte Strauch gedeiht hier sehr gut, nur sind die Exemplare hier im Garten mit gefüllten Blumen und fruktifizieren also nie.

Nr. 53. **Hydrangea Hortensia** Siebold in Nova Act. Nat. Cur. XIV, II (1829), 688.
(Saxifrageae.)

Smith, Ic. Pict., tab. 12. Sieb. et Zucc., Fl. Jap., I, 112, Bot. Mag., 13, tab. 438.

Ein hier nur 30 cm hoher Strauch; Blätter gegenüberstehend, eirund oval, an beiden Enden geschmälert, zugespitzt, gesägt, glatt; Blumen an den Enden der diesjährigen Zweige in rundlichen, dichten Afterdolden, hier am Platze blau; Kelch oberhalb, 5zähnig; Corolla 5blätterig; Kapsel 2fächerig, 2schnabelig, zwischen den Schnäbeln mit einem Loche aufspringend.

Diese japanische Pflanze blüht hier zwar, bleibt aber sehr niedrig und trägt nur blaue Blüten; fruktifizieren tut sie aber nie, obwohl nicht alle Blüten steril sind. Ich werde versuchen durch Einstutzen der Nebenzweige die Pflanze höher zu bekommen. Die Nebenzweige erscheinen immer in größerer Zahl, wie es mit allen Pflanzen, welche nicht gut gedeihen, hier der Fall ist; weil ich nun aber schon viele Exoten durch einfaches und permanentes Entfernen der unteren Ausläufer und Nebensprossen zum Blühen gebracht habe, ist die Möglichkeit jedenfalls nicht ausgeschlossen auch die Hydrangea dadurch zum Höherwachsen zu veranlassen und werde ich später darüber näheres mitteilen.

Weil in „The Gardeners Chronicle“ zurzeit eine sehr lange Korrespondenz geführt wurde über die Farbe der Blüten der Hydrangea, bemerke ich hier nochmals, daß ich hier niemals andere als blaue Blumen bei dieser Pflanze gesehen habe; der Boden besteht aus Lauberde, gemischt mit vulkanischem Sande; der Gebirgskessel, worin Nongko Djadjar (und noch viele andere Ortschaften) liegt, ist etwa 4—6 Stunden Wegs breit und ist ein alter Krater aus geologischen Zeiten; es wird wohl der größte Krater der ganzen Erde gewesen sein! Der Boden klingt überall hohl, wenn man darauf schlägt und manchmal entstehen kleine aber fast bodenlose Löcher. Alles deutet darauf hin, daß man es mit einem Krater zu tun hat; etwa 1—2 m tief fängt der vulkanische Sand schon an.

Nr. 54. **Hemerocallis fulva** L. Sp. Pl., ed. II, 462.
(Liliaceae.)

Bot. Mag. 2, tab. 64. Rbch., Fl. Germ., 10, tab. 510.

Stengel ca. 1 m hoch; Blätter linienförmig, gekielt; Blumen fast kupferfarbig; Perigon mit kurzer Röhre und glockenförmigem, 6teiligem

Rande; Staubgefäße am Grunde des Perigon befestigt, niedergebogen; Kapsel 3fächerig, 3klappig, vielsamig, Samen fast kugelrund.

Dieses europäische Gewächs kultiviere ich nun schon 4 Jahre und in Hunderten von Exemplaren, aber noch nie habe ich je eine Frucht gesehen; dagegen fruktifiziert die orangengelbe H. aurantiaca Baker (Gard. Cron., 1890, II. p. 94) hier sehr gut; fast jede Blüte setzt Frucht an. Nirgends finde ich erwähnt, daß die H. fulva wildwachsend nicht fruktifiziert und bekommt man die Samen denn auch fast in jeder Samenhandlung; wie kommt es nun, daß die Pflanze hier niemals Samen produziert? Fehlt hier etwa das eine oder andere Insekt, welches sonst die Befruchtung besorgt? — Ich werde versuchen, ob etwa künstliche Befruchtung möglich, sollte dies der Fall sein, so ist meine Voraussetzung ziemlich zutreffend; wenn die Ursache etwa den niederstürzenden Regenmassen zuzuschreiben sein sollte, so wäre doch ganz sicher während der Trockenzeit Fruktifikation möglich, aber auch in der trockenen Periode kommt kein Fruchtansatz vor; Griffel und Fruchtknoten sowie die Narbe sind anscheinend ganz normal.

Von Liliaceae habe ich bis jetzt noch keine einzige versucht, welche absolt nicht gedeiht. Die Lilium-Arten scheinen aber in Töpfen weit besser zu wachsen als im Freien, was aber wohl den schweren Regengüssen zuzuschreiben sein mag; wie mir aber von Europäern hier am Platze versichert wird, sollen Fritillaria imperialis und F. Meleagris hier niemals blühen.

Nr. 55. **Sequoia gigantea** Lindl und Gord in Journ. Hort. Soc. v. (1850) 222.

(Coniferae.)

Am. Journ. of Sc., Ser. II, XVIII (1854), 287. Bull. Soc. Bot. Fr. I (1854), 70, 71. Bot Mag., 80, tab. 4777, 4778. Flore des Serres 9, tab. 892, 893, 903.

Obwohl ein kalifornischer Baum, wächst diese Pflanze sehr langsam und war nach 3 Jahren erst 30 cm hoch! Andere Coniferen aus diesem Lande wachsen im Gegenteil sehr üppig, speziell die Cupressus-Arten (siehe Nr. 48). Um so mehr fällt das Benehmen dieser Sequoia auf; nach vielen Jahren glaube ich wohl, daß sich ein Baum aus dem Exemplar entwickeln wird. In Middelburg war die Pflanze nach 10 Jahren ca. 5 m hoch, was also auf 50 cm pro Jahr hinauskommt.

Nr. 56. **Salvia splendens** Ker-Gawl. in Bot. Reg., tab. 687.
(Labiatae.)

Sellow ex Nees in Neuwied, Reise Bras., II, 335. Flore des Serres, 11, tab. 1154.

Lodd., Bot. Cab., tab. 1089. D. C., Prodr. XII, 330.

Stengel hier bis 1,50 m hoch, stumpf, vierkantig, achtfurchig, glatt, an den Gelenken schwarz-violett, ästig; Blätter gestielt, glatt eirund, langgespitzt, gesägt. Blumen leuchtend scharlach, in langen, fast einseitigen, anfangs überhängenden Endähren; Brakteen und Kelch scharlach, glatt.

Diese bekannte brasilianische Pflanze gedeiht hier sehr gut und leidet fast gar nicht vom permanenten Regen; die Spezies fruktifiziert zwar nicht immer bei jeder Blüte, aber jede Pflanze liefert doch Samen, ebenso wie die S. farinacea (siehe Nr. 43).

Ich möchte gern erfahren, ob alle brasilianischen Pflanzen hier gedeihen würden. Eine habe ich bis jetzt beobachtet, welche nicht gedeiht, nl.: die Cephaëlis Ipecacuanha; vielleicht ließ sich aber diese wertvolle Spezies bei besonderer Kultur doch zum Gedeihen bringen. Jedenfalls wird die Zahl der Arten, welche nicht gedeihen, sehr gering sein, es sei denn, daß es absolut tropische Pflanzen des Tieflandes sind, welche doch hier in niedrigeren Gegenden vegetieren würden; eine Nebenversuchsstation in etwa 400—500 m Höhe würde zu diesem Zwecke ausreichen. Leider wird man so etwas von der Regierung niemals zu erwarten haben, weil die Versuchsstationen hier auf Java nur ausschließlich landwirtschaftliche sind und rein wissenschaftliche als überflüssig betrachtet zu werden scheinen! Man scheint zu vergessen, wieviel Vorteil schon von zufälligen Kulturversuchen in jeder Richtung gezogen wurde. Auf meine Anregung werden jetzt von Privatpersonen Kulturversuche mit europäischen Pflanzen vorgenommen, u. a. mit Flachs und Cichorium Intybus; beide Gewächse gedeihen hier als ob sie vollständig heimisch wären!

Nr. 57. **Moraea iridioides** L. Mant. I, 28.
(Irideae.)

Bot. Mag., tab. 1407, 693. Redouté, Liliaceae I, tab. 45.

Stengel hier bis 50 cm hoch; Blätter linien-schwertförmig, spitz, länger als der mit Scheiden besetzte Schaft; Blumen wohlriechend, weiß, die Randteile ausgebreitet, die äußere am Grunde gelb gefleckt, Nebenplatten blau.

Ob die hier von mir kultivierte, unter obigen Namen erhaltene Pflanze einer anderen Art zugehört, weiß ich nicht, aber die Blätter sind bedeutend kürzer als der Schaft und die Blumen nicht wohlriechend; vielleicht liegt hier eine andere Art vor. Die Pflanze blüht und fruktifiziert hier sehr gut; die Samen erhielt ich aus Südafrika.

Nr. 58. **Piddingtonia montana** Miq., Flora v. Ned. Indie, II, 573 (Pratia).
(Lobeliaceae.)

Lobelia trichandra Wight, Icon. IV, tab. 1171.

Stengel niedergestreckt, wurzelnd; Blätter kurzgestielt, eirund zugespitzt, scharf gesägt, glatt; Blumenstiele achselständig, alleinstehend, halb so lang wie das Blatt; Kelchröhre kugelig; Lappen der Corolla alle verbunden, nur an der Spitze auseinanderfahrend, die 2 oberen linienförmig; Beere dunkelblutrot mit dem Kelche gekrönt; 2 untere Staubbeutel an der Spitze mit einer Borste; Narbe 2lappig.

Diese Pflanze wächst hier überall an den Felsen; in Töpfen habe ich sie versucht und blühte resp. fruktifizierte sie auch, ging aber später wieder ein; vielleicht geht es mit aus Samen erzogenen Pflanzen besser; das Nichtgedeihen von aus der Wildnis in Töpfen kultivierten Pflanzen habe ich schon sehr oft beobachtet.

Obige Spezies ist als Ampelpflanze fürs temperierte Haus zu empfehlen, speziell wegen der eigentümlichen, dunkelroten und großen Früchte.

Nr. 59. **Fragaria indica** Andr. Bot. Rep., tab. 479.
(Rosaceae.)

D. C., Prodr. II, 571. Wight, Icones, III, tab. 989. Bot. Reg., tab. 61.

Stengel bis 30 cm hoch; Blätter 3-, bisweilen 5teilig, an der Basis keilförmig, gezähnt gesägt, unterseits auf den Nerven behaart, oben fast glatt, die Seitenblättchen etwas kleiner; Blütenstengel alleinstehend, achselständig; Brakteen groß, die Lappen breiter als die Kelchlappen, 3—7-, meistens 5zähnig; Blumen gelb.

Dieses Potentilla ähnliche Gewächs kommt überall in den europäischen Warmhäusern und hier wild vor, aber doch nicht überall; manchmal kann man stundenlang suchen und doch kein Exemplar finden. Gerade wie Nr. 58 läßt sich auch diese Pflanze nicht im Topf kultivieren, wenn man ein Exemplar aus der Wildnis holt; bekanntlich läßt sich die kultivierte Pflanze sehr leicht ziehen; im Anfang wächst das wilde Exemplar sehr üppig, nach und nach geht es aber ein;

dieselbe Erscheinung habe ich bei Piddingtonia montana beobachtet. Wollte man diese Spezies also in Töpfen kultivieren, so würde man die Samen aus Europa beziehen müssen! Das Akklimatisieren in den Warmhäusern wird vielleicht im Anfang auch wohl mit Schwierigkeiten verknüpft gewesen sein, sonst ist das Benehmen dieser Pflanze unerklärlich; vielleicht läßt sich die Kultur aus Samen der wilden Pflanze besser erreichen. Ich werde in dieser Richtung hin Versuche machen.

Nr. 60. **Anona Cherimolia** Mill. Gard. Dict., ed. VIII, n. 5.
(Anonaceae.)

Feuillée Journal, Tom., III, tab. 17. Bot. Mag., tab. 2011.

Ein 4—5 m hohes Bäumchen; Blätter abwechselnd eirund-lanzettförmig, nicht punktiert, unten seidenhaarig filzig; Frucht erst grün, dann schwärzlich, etwas schuppig, mit süßem, wohlschmeckendem, weichem Fleische; Kelch 3blätterig, Corolla 6blätterig; Blumenblätter länglich linienförmig, die 3 innersten schuppenartig; Farbe auswendig grün, von innen weiß. Staubbeutel fast ansitzend, an der Spitze kopfförmig, Griffel klein, Narben linienförmig. Die Früchte erreichen Faustgröße.

Zu urteilen nach jungen Pflanzen in Töpfen und voreinigen Monaten ausgepflanzten Exemplaren scheint dieser tropisch-amerkanische Fruchtbaum hier gedeihen zu wollen, obwohl die Erfahrung anderswo gelehrt hat, daß die Pflanze ein trockenes Klima wünscht oder eines, wo verhältnismäßig nicht sehr viel Regen fällt. Das Wachstum ist ein langsames, doch sind die Pflanzen gesund.

Ein zur Familie der Myrtaceae gehörender Baum, die Jambosa vulgaris, wächst hier ziemlich gut und fruktifiziert auch; die üble Gewohnheit der Eingeborenen, die Früchte schon herunterzureißen, wenn noch kein Schatten von Reifheit zu spüren ist, macht es aber, daß man hier nie reife Früchte vom Baume pflücken kann und somit die Früchtekultur nichts wert ist; denn es ist eine absolute Unmöglichkeit die Bäume zu überwachen, weil ein jeder Eingeborene fast als ein geborener Dieb betrachtet werden muß. Die Früchte, welche man hier kauft, sind denn auch alle, ohne Ausnahme, unreif vom Baume geholt und später etwas nachgereift. Wenn man sie am Baume reifen lassen könnte, so würde die Qualität eine ganz andere sein!

---

Druck von Anton Kämpfe, Jena.

# Embryobildung bei Balanophora.

Von **A. Ernst.**

(Mit Tafel I und II.)

Im Jahre 1900 hat Juel am Beispiel von Antennaria alpina den genauen Verlauf einer Embryobildung ohne vorhergegangene Befruchtung beschrieben. Seither sind ähnliche Fortpflanzungsvorgänge bei Vertretern der verschiedensten Verwandtschaftskreise aufgefunden worden. Winkler hat (1908, pag. 294) sowohl die sicheren Fälle von Parthenogenesis und Apogamie, als auch die unsicheren und nachzuprüfenden Angaben über zahlreiche andere Fälle zusammengestellt und besprochen und jüngst in einer neuen Zusammenstellung (1913, pag. 265) auch die in den letzten Jahren bekannt gewordenen Beispiele herangezogen.

In der Mehrzahl der bis jetzt eingehend untersuchten Fälle von Embryobildung ohne Befruchtung bei Angiospermen handelt es sich um somatische Parthenogenesis, um Entstehung eines Embryos aus einer unbefruchteten Eizelle mit nicht reduzierter Chromosomenzahl. Viel seltener ist bei den Angiospermen somatische Apogamie festgestellt worden. Bei einigen Alchemilla-Arten, Allium odorum, Burmannia coelestis, erfolgt gelegentlich neben Embryobildung aus der Eizelle auch Embryobildung aus einer Synergide oder Antipode. In solchen Fällen kommt es also zu einer gelegentlichen Polyembryonie, während habituelle Polyembryonie in der Regel auf Erzeugung von Adventivembryonen aus nicht dem Embryosack angehörigen Elementen zurückzuführen ist.

Auch die Endospermbildung erfolgt in den Fällen parthenogenetischer und apogamer Embryobildung ohne Mitwirkung eines männlichen Kernes. In den meisten Fällen geht dabei der Bildung des Endosperms eine Verschmelzung der beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern voraus. Bei Antennaria alpina (Juel 1900, pag. 24) treten aber die beiden Polkerne ohne vorausgegangene Verschmelzung ungefähr gleichzeitig in Teilung. Bei Helosis und Balanophora geht die Endospermbildung ausschließlich vom einen Polkern aus und für zwei Arten der letzteren Gattung, Balanophora

elongata Blume und B. globosa Junghuhn findet sich in der Literatur die Angabe, daß dieser eine Kern nicht nur dem Endosperm, sondern auch dem Embryo den Ursprung gebe.

Für B. elongata Bl. sind diese Verhältnisse von M. Treub 1898 in einer ausführlichen und mit zahlreichen Tafeln belegten Abhandlung beschrieben worden.

Wie bei anderen Balanophoraceen sind auch bei B. elongata die zu auffälligen Blütenständen vereinigten männlichen und weiblichen Blüten in Bau und Entwicklung außerordentlich reduziert. Im besonderen gilt dies für die weiblichen Blüten, in denen es weder zur Bildung einer Blütenhülle, noch zur Differenzierung eigentlicher Fruchtblätter kommt. Die jugendliche Blüte besteht ausschließlich aus einem papillenartigen Zellkörper, an dessen Scheitel später durch intensive Teilungstätigkeit einzelner Oberflächenzellen ein langer, griffelähnlicher Fortsatz auswächst. Da beim weiteren Wachstum die Basis sich in einen stielförmigen Träger und einen bauchartig angeschwollenen Teil differenziert, so erinnert das weibliche Organ von Balanophora auffallend an ein Moosarchegonium, von dem es sich nur durch das Fehlen eines Halskanals wesentlich unterscheidet. Im bauchigen Teil dieses Organs entsteht subepidermal der Embryosack. Seine Entwicklung geht bis zum achtkernigen Stadium normal vor sich. An den beiden Polen des U-förmig gekrümmten Sackes sind die Kerne in den bekannten Tetraden angeordnet. Die am Antipodenende gelegenen Kerne gehen, ohne daß es zur Bildung von Antipodenzellen kommt, bald zugrunde. Am anderen Ende entsteht ein Eiapparat, dessen Zellen nach Treub's Darstellung ebenfalls bald abortieren, während der dazugehörige Polkern, der sich schon vorher durch besondere Größe von den übrigen Kernen auszeichnete, erhalten bleibt. Verschmelzung mit dem Polkern der anderen Tetrade findet nicht statt. Er tritt in Teilung und liefert einen aus großen Zellen bestehenden Gewebekörper, das Endosperm. Eine zentrale Zelle dieses Endosperms wird nach Treub zur Mutterzelle des Embryos, der also nach dieser Darstellung apogam aus dem als Prothallium zu deutenden Endosperm hervorgeht.

Speziell in der Darlegung der Befruchtungsverhältnisse und der Embryobildung stehen die Befunde Treub's in starkem Widerspruch zu allen älteren Untersuchungen an Balanophoraceen, im besonderen zu denjenigen Hofmeister's (1859, pag. 572), sowie einer kurz vorher erschienenen Arbeit von Van Tieghem über B. indica (1896, pag. 295). Trotzdem ist meines Wissens in der neueren Literatur

niemals ein Zweifel gegenüber den Angaben Treubs geäußert worden, auch nicht von Van Tieghem, obschon dieser bei einer erneuten Untersuchung von B. indica (1907, pag. 174) seine früheren Angaben durchaus bestätigt fand. Dies ist auch begreiflich. Die Treub'sche Beweisführung, speziell diejenige über das Schicksal des Eiapparates, macht den Eindruck vollkommener Lückenlosigkeit, und zur anerkannten Autorität Treub's in embryologischen Dingen kam hinzu, daß nur ein Jahr später Lotsy für B. globosa Jungh. völlig übereinstimmende Resultate veröffentlicht hat. So ist es zu verstehen, daß das ungewöhnliche Verhalten von Balanophora — apogame Embryobildung aus einer Endospermzelle — in den Darstellungen der Embryologie der Angiospermen vielfach beschrieben und zitiert[1]) worden ist und auch in dem berühmten Streit um die phylogenetische Deutung des Endosperms eine große Rolle spielt.

Bei der Untersuchung der Embryosackentwicklung und der — in einigen Fällen parthenogenetischen oder apogamen — Embryobildung javanischer Saprophyten hatte ich mich in den letzten Jahren vielfach mit Präparaten zu beschäftigen, die an Figuren aus dem von Treub und Lotsy dargestellten Entwicklungsgang des Embryos von Balanophora erinnerten. Sie weckten die Hoffnung, auf neue Beispiele für apogame Embryobildung aus Endosperm hinweisen zu können. So fand z. B. H. Wirz (1910, pag. 395), der unter meiner Leitung die Untersuchung der Embryosack- und Embryoentwicklung einer javanischen Sciaphila-Art ausführte, in älteren Samenanlagen stets wenigzellige Embryonen inmitten des Endospermgewebes[2]). Ähnliche Bilder erhielt ich selbst bei einer gleichzeitig vorgenommenen, aber nicht völlig abgeschlossenen und noch nicht publizierten Untersuchung über Cotylanthera

---

1) Siehe z. B. Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J., Morphology of Angiosperms, 1903, pag. 218. Engler, A. und Gilg, E., Syllabus der Pflanzenfamilien, 1912, VII. Aufl., pag. 175. Goebel, K., Organographie der Pflanzen, 1898—1901, pag. 805. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, III, 1904, pag. 262. Strasburger, Ed., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen, 1900, pag. 315. Tischler, G., Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten, 1913, pag. 7. v. Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik, 1911, II. Aufl., pag. 456. Winkler, H., Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich, 1908, pag. 356; 1913, pag. 267.

2) Ähnliche Angaben sind übrigens in der Literatur nicht allzu selten. Um bei den tropischen Parasiten zu bleiben, sei z. B. an eine in der klassischen Arbeit Browns über Rafflesia enthaltene Notiz über die Samen von Hydnora erinnert, in der es heißt (1834)·

tenuis. Dann gelang aber, zunächst bei der letzteren Pflanze, nach eifrigem Bemühen auch bei Sciaphila der Nachweis, daß in jüngeren Entwicklungsstadien die Embryonen mit einem schmalen Embryoträger bis an die Oberfläche des Endosperms reichen, in älteren Stadien dagegen die Trägerzellen infolge Resorption entweder ganz verschwunden oder doch sehr undeutlich geworden sind. Auch in den jüngeren Samenanlagen waren überzeugende Bilder recht selten zu finden, da infolge der verschiedenen Orientierung der Samenanlagen im Fruchtknoten bei der Anfertigung von Schnitten nur wenige derart getroffen werden, daß auch der dünne, fast fadenartige Embryoträger median durchschnitten wird.

Immerhin ließ sich für beide Gattungen, Sciaphila und Cotylanthera, der einwandfreie Nachweis erbringen, daß der Embryo aus der Eizelle hervorgeht, die Befruchtung bei Cotylanthera sicher, bei Sciaphila sehr wahrscheinlich ausbleibt, und also Fälle somatischer Parthenogenesis vorliegen. Weiter ergab die Untersuchung dieser Gattungen, wie auch verschiedener Burmannia-Arten, daß die Weiterentwicklung der Eizelle im Vergleich zur Endospermentwicklung sehr spät einsetzt. Es geht ihr sogar meistens eine starke Volumenabnahme der Eizelle voraus. Später aber setzt das Wachstum der Keimzelle wieder mit Plasmavermehrung und Vergrößerung des Kernes ein; die nachfolgende Teilungstätigkeit allerdings bleibt minim und kommt schon nach Erzeugung eines wenigzelligen Embryokörpers zum Stillstand.

Alle diese Befunde drängten zur Vermutung, daß vielleicht auch bei Balanophora ähnliche Verhältnisse vorliegen und trotz sorgfältiger Untersuchung Treub entgangen sein könnten. Eine Nachuntersuchung erschien also gerechtfertigt.

Sie wurde zunächst an Material beider Arten begonnen, das ich selbst 1905/06 im Gedehgebirge auf Java (s. a. Koorders 1912, Bd. II, pag. 177), am Wege von der Unterkunftshütte von Kan- von Kandang-Badak zum Gedehkrater gesammelt und, allerdings nur zu Demonstrationszwecken und kursorischen Übungen, in ca. 96%igem Alkohol fixiert hatte. Es lieferte weder für B. elongata noch für B. globosa alle Stadien, die zur Entscheidung der Frage notwendig waren. Weiteres Material vom selben Standorte, sowie aus der Umgebung von Tjibodas

---

„Enclosed in the albumen a perfectly spherical embryo is found, consisting entirely of a more minute and much less dense cellular tissue. On the surface of this embryo I have observed no point marking original attachment, nor any indication of a channel connecting it with the surface of the albumen, in the centre of which it is seated“ (l. c. 228 u. Taf. XXX, Fig. 5 u. 7).

wurde im November und Dezember 1910 von Prof. Dr. G. Senn, im Mai 1911 von Dr. Ch. Bernard für mich gesammelt und teils in Alkohol, teils im Gemisch von Carnoy fixiert[1]). Es sei mir gestattet, den beiden befreundeten Kollegen auch an dieser Stelle meinen besten Dank für ihre Bemühungen auszusprechen.

Erst nach der zeitraubenden Durcharbeitung des so zusammengekommenen reichhaltigen Materiales hat sich die Reihe meiner Belege dermaßen geschlossen, daß ich in der Lage bin, für die Richtigkeit der längst gehegten Vermutung den Beweis antreten zu können. Der hohen Autorität Treub's glaube ich eine eingehende Darlegung und Diskussion aller in Betracht kommenden Verhältnisse schuldig zu sein. Ich schicke daher der Darstellung der abweichenden Befunde in der Endosperm- und Embryoentwicklung eine kurze Darstellung der Embroysackentwicklung voraus, welche dartun soll, daß in allen anderen Punkten meine Nachuntersuchung die Ergebnisse Treub's vollständig bestätigt hat.

## 1. Entwicklung des Embryosackes von B. elongata und B. globosa bis zum achtkernigen Stadium.

Auf Entwicklung und Bau der Blüte und Blütenstände von Balanophora soll hier nicht eingetreten werden. Sie sind in den zitierten Arbeiten von Van Tieghem, Treub und Lotsy eingehend dargestellt und diskutiert worden. Auch die von Treub für B. elongata beschriebene Entwicklung des achtkernigen Embryosackes ist nicht nur von Lotsy durch die Untersuchung von B. globosa bestätigt worden, sondern stimmt in den Hauptzügen auch mit den Angaben von van Tieghem über B. indica überein. Ich kann mich daher im Nachfolgenden mit einer kürzeren Darstellung dieser ersten Entwicklungsvorgänge begnügen, in die nur ausführlichere Angaben über einige bis jetzt wenig berücksichtigte Stadien eingeflochten werden sollen. Zur Illustration derselben sei auf die Figuren von Taf. I, im übrigen auf das reiche Bildermaterial Treub's verwiesen.

---

1) Über die Zugehörigkeit eines Teiles der von Prof. Senn und Dr. Bernard gesammelten Materialien zu B. elongata oder B. globosa vermag ich keinen vollkommen sicheren Aufschluß zu geben, da nur die nackten Blütenstände fixiert worden waren und diese, wenigstens in jüngeren Stadien, bei beiden Arten sehr ähnlich sind. In beiden Materialsendungen herrschen weibliche Stände vor, die der Form nach B. elongata angehören. Im weiteren Verlauf der Untersuchung habe ich mich hauptsächlich an diese gehalten und von den mehr kugeligen, vermutlich der B. globosa angehörenden Ständen nur einige wenige zum Vergleich herangezogen, die dann zufälligerweise gerade sehr wichtige Stadien ergaben.

Schon an sehr jungen Blütenständen sind in den kleinen Höckern, die an der Oberfläche der Achse entstehen, die Embryosackmutterzellen in subepidermaler Lagerung deutlich zu erkennen. Sie sind zunächst nicht viel größer als die umgebenden Zellen und unterscheiden sich von ihnen vorläufig nur durch dichteres und stärker färbbares Plasma. Später wird dieses vakuolig (Taf. I, Fig. 1) und der Kern nimmt an Größe zu. Er erreicht 10—16 $\mu$ Durchmesser.

In allen bisherigen Untersuchungen über Balanophoraceen fehlt, wie Winkler (1908, pag. 359) bemerkt, die Angabe, ob im Verlauf der Makrosporenentwicklung eine Reduktionsteilung durchgeführt werde oder nicht. Obschon sich die bisherigen Untersuchungen hierüber gar nicht äußern, erscheint es Winkler auf Grund der gegebenen Abbildungen doch sehr wahrscheinlich, daß die Reduktionsteilung unterbleibt, die Entwicklung des Embryosackinhaltes also mit somatischer Chromosomenzahl der Kerne stattfindet. In meinen Präparaten sind nun eine größere Anzahl von Mutterzellen mit Vorbereitungsstadien zur Kernteilung und andere mit Kernspindeln vorhanden. Mit ziemlicher Sicherheit vermag ich anzugeben, daß ein typisches Synapsisstadium, wie bei den meisten anderen parthenogenetischen Angiospermen, nicht zur Ausbildung gelangt. Auch den vorgeschritteneren Teilungsstadien gehen die bekannten Merkmale der heterotypischen Teilung völlig ab. Leider sind sämtliche Mutterzellen mit Spindelfiguren in meinen Präparaten so orientiert, daß die Teilungsfiguren von der Seite sichtbar sind. Es ist mir daher ebensowenig wie Treub gelungen, die Zahl der kleinen, fast kugeligen Chromosomen zu zählen, die zu einem gleichmäßig breiten Ring vereinigt sind. Unglücklicherweise war es auch trotz Untersuchung zahlreicher männlicher Blütenstände nicht möglich, die Teilung der Pollenmutterzellen ausfindig zu machen und eine kleinere Anzahl von Kernteilungsbildern in Pollenkörnern waren wiederum nicht deutlich genug, um eine einwandfreie Zählung der Chromosomen zu ermöglichen.

Die Teilung des Kernes der Embryosackmutterzelle findet bald in der Nähe der unteren (Taf. I, Fig. 2), bald der oberen Schmalseite der sich in die Länge streckenden Zelle statt. Es folgt derselben, vielleicht in etwas mehr als der Hälfte der Samenanlagen, eine Teilung der Mutterzelle in zwei Tochterzellen nach. In den anderen Samenanlagen unterbleibt die Teilung und die Mutterzelle entwickelt sich direkt als Embryosack weiter. Erfolgt eine Teilung, so sind die beiden Tochterzellen nur ausnahmsweise gleich groß (Taf. I, Fig. 5). Die zur Weiterentwicklung bestimmte wird in der Regel von vorneherein be-

deutend größer angelegt. Besonders häufig ist die in Fig. 6 und 7 dargestellte Art der Zellteilung, die einer (Taf. I, Fig. 2) am Basalende der Mutterzelle erfolgten Kernteilung nachfolgt. Einen entsprechenden Teilungsverlauf der Embryosackmutterzelle in zwei Tochterzellen hat auch Lotsy für B. globosa angegeben. Er führt im Anschluß daran weiter aus, daß in solchen Fällen häufig beide Tochterzellen zu Embryosäcken auswachsen, die ihre Entwicklung gleichmäßig mit der Bildung von Endosperm und Embryo abschließen. Das ist in dem von mir untersuchten Material sicher nicht der Fall. Nur in einer einzigen Samenanlage wurden zwei ungefähr gleich stark ent wickelte, vierkernige Embryosäcke beobachtet.

Mit dem weiteren Wachstum des zweikernigen Embryosackes ist die eigenartige Gestaltsveränderung verknüpft, die Treub und van Tieghem unabhängig voneinander festgestellt haben. Sie ist von Treub in ihrem ganzen Verlauf sorgfältig beobachtet und in einer größeren Anzahl von Figuren genau dargestellt worden. Ich kann mich daher begnügen, in den Figuren 4 und 8 (Taf. I) Anfangs- und Endstadium dieses Wachstumsprozesses nochmals wiederzugeben. Der Embryosack wird zu einem annähernd U-förmigen Gebilde, dessen dicht nebeneinander liegenden Äste nach vorn gekrümmt und meistens ungleich lang sind. Schon zu Beginn dieses Wachstums erfolgt die Vereinigung aller Vakuolen des Embryosackes zu einem einheitlichen Saftraum und damit die Zurückdrängung des Plasmas an die Wand; die Hauptmasse desselben erfüllt kappenartig die Enden der scheitelwärts gerichteten Embryosackäste.

Es würde zu weit vom Thema abführen, hier der Ursache und der Bedeutung dieser eigentümlichen Wachstumserscheinung nachzuspüren. Treub, Goebel und Van Tieghem haben darüber Verschiedenes berichtet. Der letztere sieht in der Krümmung des Embryosackes einen erfolgreichen Versuch, das ursprünglich basalwärts gerichtete Eiende des Embryosackes dem befruchtenden Pollenschlauche entgegenzuführen. Wie man sich im übrigen zu dieser Deutung stellen will, so wird zuzugeben sein, daß die Aufwärtskrümmung des zuerst basalwärts gerichteten Poles jedenfalls in Beziehung steht zu der starken Reduktion, die in der Gesamtausbildung der weiblichen Blüte von Balanophora eingetreten ist. Es ist daher nicht zulässig, den Embryosack von Balanophora (Porsch 1907, pag. 37) in einer phylogenetischen Reihe, welche die allmähliche Reduktion einer Vielzahl von Archegonien beim Übergang von den Gymnospermen zu den Angio-

spermen zeigen soll, als Beispiel eines primitiveren Embryosackes mit zwei Archegonien an demselben Pole aufzufassen.

An beiden Polen folgen nun die noch fälligen Kernteilungen rasch aufeinander, so daß jederseits vier Kerne gebildet werden. Die Zellbildung folgt an dem den Eiapparat bildenden Ende bald nach, während sie am Antipodenende meistens ausbleibt (Taf. I, Fig. 10—12). Auch Treub und Lotsy (pag. 181) haben am antipodialen Ende des Embryosackes nur nackte Kerne gefunden. Sie geben ferner an, daß an diesem Ende die letzte Teilung ziemlich häufig unterbleibt und anstatt vier Kernen nur deren zwei vorhanden sind. Das Antipodialende ist meistens plasmaärmer als das Eiende. Das Plasma erfüllt nicht immer die Spitze des Antipodenastes, sondern bildet zuweilen unter einer endständigen Vakuole einen gleichmäßig breiten Gürtel (Taf. I, Fig. 9 und 11). Die in diesem enthaltenen Kerne sind zunächst alle gleichgroß und auch in der Struktur nicht voneinander verschieden.

Drei derselben entsprechen den Antipodenkernen. Sie bleiben klein. Der vierte nimmt später etwas an Größe zu und bleibt, wie ich im Gegensatz zu Treub und Lotsy in einer größeren Anzahl von Embryosäcken feststellen konnte, auch nach der Degeneration und dem völligen Verschwinden der Antipodenkerne noch längere Zeit erhalten. Er wird also als Polkern aufzufassen sein. Eine Vereinigung mit dem Polkern des anderen Astes findet nicht statt. Hierin stimmen meine Präparate durchaus mit denjenigen von van Tieghem, Treub und Lotsy überein.

Am Eiende dagegen entstehen bald nach der letzten Kernteilung zwei kleine, mit Plasma dicht erfüllte Synergiden und eine meistens etwas größere Eizelle. Vom allgemeinen Schema der Zellgestaltung im achtkernigen Embryosacke der Angiospermen weichen die Zellen des Eiapparates von Balanophora in folgenden Einzelheiten ab. Zunächst sind die Größenunterschiede unter denselben nicht so bedeutend, wie es sonst Regel ist. Die Synergiden sind meistens ohne Vakuolen und häufig ist ein Saftraum auch in der Eizelle nicht vorhanden. Der Kern der Eizelle und sein Schwesterkern, der obere Polkern, sind von ähnlicher Größe und Struktur. Der Polkern bleibt in der Nähe der Eizelle liegen. Er nimmt bald an Größe und, nach der Färbung in den Präparaten zu urteilen, auch an Chromatingehalt zu. Bei Verwendung des Flemming'schen Dreifarbengemisches, dessen ich mich, wie Treub und Lotsy, hauptsächlich bediente, nimmt die färbbare Substanz des Polkerns eine intensive Violettfärbung an, die Synergidenkerne werden rot. Dagegen zeigt in meinen Präparaten der Eikern nicht, wie Treub

und Lotsy in ihren farbigen Zeichnungen angeben, dieselbe intensive Rotfärbung wie die Synergidenkerne. Während diese in meinen Präparaten fast völlig homogen erscheinen, weist der Eikern dicht gehäufte Körner auf und seine Färbung hält ziemlich die Mitte zwischen der Farbe der Synergidenkerne und derjenigen des Polkerns.

## 2. Endospermbildung.

Nach Treub und Lotsy geht die gesamte Weiterentwicklung im Embryosacke von B. elongata und B. globosa vom oberen Polkern aus. Treub speziell hat diesem Nachweis viel Gewicht beigelegt und demselben zahlreiche Figuren gewidmet. Er schreibt (l. c. pag. 15): „Si j'ai représenté dans la planche VI, presque méticuleusement, un aussi grand nombre de stades de la division du noyau polaire, c'est que je tenais, avant tout, à ne plus laisser dans l'esprit du lecteur les moindres doutes sur la vérité de mes assertions, que c'est ce noyau polaire qui se divise — sans union préalable avec un autre noyau polaire — et non l'oosphère, et que c'est lui qui prend l'initiative de tout le développement ultérieur dont le sac embryonnaire devient le théâtre". Meine Nachuntersuchung hat ergeben, daß allerdings die weitere Entwicklung im Embryosacke mit der Teilungstätigkeit des oberen Polkernes einsetzt, damit aber nur der Grund zur Endospermbildung gelegt ist, während die Embryobildung — aus der Eizelle — erst viel später nachfolgt. Es sei daher der Darstellung der Embryogenese im nachfolgenden auch diejenige der Endospermbildung vorangestellt.

Nachdem sich die Zellen des Eiapparates vom Zytoplasma des Eipoles abgegliedert haben, verbleibt um den Polkern noch eine größere Menge freien Plasmas. Dasselbe nimmt während des nachfolgenden Wachstums des Embryosackes an Menge zu und wird in der Umgebung des Eiapparates schwach vakuolig. Der Polkern wächst ebenfalls, zeigt stark färbbares Chromatin und statt eines einzigen nun häufig zwei bis drei Kernkörperchen (Taf. I, Fig. 13 und 14). Die erste mitotische Teilung des Polkerns findet (Taf. I, Fig. 18), wie auch von Treub beobachtet und dargestellt worden ist, mit in der Längsrichtung des Sackes verlaufender Achse statt. Leider besitze ich auch von dieser Teilung nur Bilder mit seitlicher Ansicht der in der Äquatorialebene liegenden Chromosomen. Habitus und Größe der ganzen Teilungsfigur stimmen aber, wie jedenfalls auch die Chromosomenzahl, mit derjenigen der Embryosackmutterzelle völlig überein. Der ersten Kernteilung folgt sofort eine Zellteilung nach. Sie gliedert den Embryosackraum in

eine kleinere obere, dem Eiapparat zugekehrte Zelle und eine große Basalzelle, welche den ganzen großen Saftraum und auch den antipodialen Arm des Embryosackes umfaßt. Die beiden Zellen sind zunächst voneinander nur durch Plasmahäute, später auch durch eine konvex nach unten vorgewölbte Wand abgegrenzt. Infolge der kontrahierenden Wirkung des Fixierungsmittels stehen in den Präparaten die Protoplasten der beiden Zellen meistens ziemlich weit voneinander ab (Taf. I, Fig. 17 und 18). Die Weiterentwicklung ist, wie Treub richtig erkannt hat, auf die kleinere, vordere Zelle beschränkt. Man kann sie als erste Endospermzelle bezeichnen. Die große Restzelle, die in Analogie zu den Befunden bei zahlreichen anderen Angiospermen als Basal- oder Haustorialzelle funktioniert (vgl. z. B. Ernst und Bernard 1912, pag. 179; Samuelsson 1913, pag. 144) hat keinen Anteil an der Endospermzellbildung.

Der Kern der ersten Endospermzelle ist in der Regel ziemlich zentral gelegen (Taf. I, Fig. 16). Das von zahlreichen kleinen Vakuolen durchsetzte Plasma zeigt sowohl nach der ersten Kernteilung wie auch während der Vorbereitungen zur folgenden Teilung eine radialfaserige Struktur um den Kern. Die nächstfolgenden Entwicklungsstadien des Endosperms scheinen Treub und Lotsy nur in nicht median getroffenen Samenanlagen vorgelegen zu haben. Nach beider Darstellung sollen die weiteren Teilungen ziemlich unregelmäßig verlaufen. Dies ist aber nach meiner Feststellung durchaus nicht der Fall, vielmehr finden wenigstens die drei nachfolgenden Teilungen noch mit großer Regelmäßigkeit in bestimmten Richtungen statt.

Die erste Teilung der Endospermzelle erfolgt in der Regel durch eine Längswand (Taf. I, Fig. 17)[1]). Eine nächstfolgende, in beiden Zellen gleichzeitig und in der Querrichtung eintretende Teilung (Taf. I, Fig. 18 und Taf. II, Fig. 1) erzeugt vier Endospermzellen. Durch eine dritte Teilung wird ein achtzelliger Zellkörper gebildet, dessen Zellen in zwei Etagen zu je vier Zellen angeordnet sind (Taf. II, Fig. 2). Die weiteren Teilungen verlaufen weniger regelmäßig. Die Richtung der Teilungswände variiert und auch der Zeitpunkt der Teilung ist in den einzelnen Zellen verschieden. Neben weiteren Teilungen in der Querrichtung erfolgen auch solche durch perikline Wände, so daß, namentlich in der Umgebung des Embryos, eine größere Zahl von kleineren Endospermzellen entstehen.

---

1) Die Protoplasten der beiden Tochterzellen sind unter der Einwirkung der Fixierflüssigkeit stark kontrahiert worden. Auch in den folgenden Zeichnungen sind die Kontraktionen des Plasmas vollkommen den Präparaten getreu gezeichnet worden.

Während dieser Zunahme der Zellenzahl vergrößert sich auch das Volumen der ganzen Endospermzellgruppe. Die Zellen der oberen Etage des Endosperms wachsen, teilweise unter Verdrängung des umgebenden, schon in Auflösung begriffenen Gewebes, um den Eiapparat oder die von diesem allein noch erhaltene Eizelle herum. Die Hauptvergrößerung des Endosperms aber findet basalwärts, auf Kosten der Basalzelle statt, die also immer kleiner wird, später noch in Form einer schmalen Calotte an der Basis des Endospermkörpers vorhanden ist und zuletzt ganz fehlt. In einzelnen Samenanlagen erfährt zwar während des weiteren Verlaufes der Endospermentwicklung auch der Kern der Basalzelle eine Teilung. In diesem Falle kommt es, wie auch Treub und Lotsy bemerken, niemals zu einer nachfolgenden Zellteilung. Die beiden Kerne bleiben in geringem Abstande voneinander (Taf. II, Fig. 7), meistens dicht aneinandergeschmiegt, im Wandbelag der Basalzelle liegen. Die Teilung des Kerns selbst wurde nur in einem einzigen Sacke beobachtet. Sie findet durch Mitose statt.

Hier und da fallen in zweikernigen Basalzellen beträchtliche Unterschiede in Größe und Färbung der Kerne auf. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß in solchen Fällen die beiden Kerne nicht Teilungsprodukte des einen Kerns sind, sondern daß der erhalten gebliebene zweite Polkern in einer nachträglichen Wanderung den Weg, zwar nicht zum oberen Polkern, aber doch zum Kern der Basalzelle, gefunden hat.

Während der letzten Teilungen der Endospermzellen beginnt in denselben schon die Speicherung von Reservestoffen, vornehmlich Öl und Eiweiß. Das Plasma bildet zwischen den an Zahl und Größe rasch zunehmenden ölhaltigen Vakuolen ein feines Maschennetz (Taf. II, Fig. 10). Der Kern wird dabei ebenfalls mehr und mehr eingeengt und zwischen einigen Vakuolen zu einem pseudopodienartig ausgezogenen, gleichmäßig intensiv gefärbten Körper umgewandelt (Taf. II, Fig. 10). Zwischen diesen Zellen des Endosperms und denjenigen des Embryos sind so weitgehende Unterschiede vorhanden, daß eine Verwechslung völlig ausgeschlossen ist. In bezug auf die definitive Ausbildung des Endosperms sowie Entwicklung und Bau der Samenschale sei wiederum auf die früheren Arbeiten, insbesondere diejenigen von Treub und Van Tieghem, verwiesen.

## 3. Embryobildung.

Über den Ursprung des Embryos von B. elongata gibt Treub bekanntlich an, daß nach dem völligen Verschwinden der Eizellgruppe

eine zentrale Zelle des Endosperms zur Mutterzelle des Embryos werde. Dieser Ursprung und die weitere Entwicklung werden wie folgt beschrieben (1898, pag. 19):

„Si l'on examine des organes un peu plus âgés, chez lesquels le corps endospermique, provenant de la cellule primaire supérieure de l'endosperme, remplit presque tout le sac embryonnaire, on remarque, du milieu des cellules endospermiques, le plus souvent un peu vers le haut, une cellule ne touchant nulle part à la périphérie, qui se distingue par un protoplasme plus dense.

Cette cellule interne est la cellule-mère du pseudo-embryon. Son origine est fort simple; elle est détachée d'une des grandes cellules d'endosperme par une cloison parallèle à la surface."

Aus dieser besonderen Zelle entsteht nach Treub's Darstellung durch mehrere aufeinanderfolgende Teilungsschritte ein kleiner Zellkörper. Die größte Zellenzahl, die Treub auf einem einzigen Schnitt durch den Embryo gezählt hat, beträgt fünf und er nimmt an, daß die Zellenzahl der Embryonen zwischen 5 und 10 liegen werde, mit der Einschränkung, daß das erwähnte Maximum wohl nur selten erreicht werde. Nach einigen weiteren Bemerkungen über das Fehlen von Pollenschläuchen in den weiblichen Organen schließt er seine Ausführungen über die Entstehung des Embryos mit dem Satze (l. c. pag. 21):

„L'exposé qu'on vient de lire aura donné, je l'espère, la conviction qu'il n'est pas question ici de parthénogénèse, mais que c'est du noyau polaire, frère du noyau de l'oosphère, que relève toute la seconde phase du développement du sac embronnaire.

Le fait que le pseudo-embryon se montre seulement sur le tard et la manière dont il prend naissance viennent corroborer, au surplus, la conclusion que l'oosphère avorte."

Nach Lotsy liegen bei B. globosa ganz und gar dieselben Verhältnisse wie bei B. elongata vor. Auch er gibt an, daß der Embryo apogam aus dem als Prothallium zu deutenden Teilungsprodukte des Eipolkernes hervorgehe.

Dieser völligen Übereinstimmung der durch zwei Forscher an zwei verschiedenen Arten erhaltenen Resultate kommt nun aber nicht diejenige Beweiskraft zu, die ihr vielfach zugeteilt worden sein mag. Man hat wohl häufig übersehen, daß die Arbeit Lotsy's keinen Anspruch auf kritische Nachuntersuchung macht, sondern als kürzere Parallelarbeit aufgefaßt sein will, von der für den Verfasser von vornherein feststand, daß sie zu einer Bestätigung der Treub'schen

Angaben führen werde. Dies geht wohl am besten aus Lotsy's eigenen Worten hervor, wenn er in seiner Einleitung (1899, pag. 174) schreibt:

„Trotzdem die Arbeit Treub's, mit den beigegebenen schönen Tafeln, auch nicht den geringsten Zweifel an dem bei seiner Art gefundenen Verhalten zuläßt, schien es mir doch nicht ohne Interesse, eine dritte Art zu untersuchen." Auch gegen den Schluß der Arbeit hin bemerkt er wieder (l. c. pag. 184): „Ich habe es dieser großen Übereinstimmung wegen denn auch nicht für nötig erachtet, so viele Stadien abzubilden oder die Sache so minutiös zu untersuchen und zu beschreiben, wie solches von Treub geschehen ist."

Meine eigene Untersuchung ist nun zwar zum großen Teil an Material von B. elongata ausgeführt worden; da aber gerade eine Anzahl der entscheidenden Stadien dem Material von B globosa entstammen, so steht wohl sicher, daß beide Arten nicht nur in den schon von Treub und Lotsy richtig aufgefaßten Entwicklungsvorgängen, sondern auch in denjenigen der Endosperm- und Embryoentwicklung übereinstimmen. Ich gehe also dazu über, meine eigenen Beobachtungen über die Embryobildung von Balanophora elongata und B. globosa wiederzugeben und hernach zu untersuchen, welche Umstände wohl zu der irrtümlichen Darstellung eines speziell um die Embryologie der Angiospermen so hoch verdienten Forschers, wie es M. Treub gewesen ist, Anlaß gegeben haben mögen.

Bei der embryologischen Untersuchung einiger javanischer Burmannia-Arten hatte ich, wie schon einleitend bemerkt worden ist, festgestellt, daß bei den befruchtungsbedürftigen Arten (B. Championii und B. candida), wie bei der parthenogenetischen B. coelestis, die Entwicklung des Embryos derjenigen des Endosperms erst sehr spät nachfolgt. Zu einer Zeit, da schon der ganze Embryosackraum mit Endospermgewebe angefüllt ist und die Speicherung von Reservestoffen in dessen Zellen einsetzt, findet sich am Scheitel des Nährgewebes immer noch eine ungeteilte Keimzelle vor. Ihr Volumen ist bedeutend geringer als dasjenige der Eizelle kurz nach erfolgter Zellbildung im achtkernigen Embrysacke. Das rührt davon her, daß bei B. Championii und B. candida nach der Befruchtung, bei der parthenogenetischen B. coelestis zu Beginn der Endospermbildung, offenbar eine Kontraktion des Ei-Inhaltes stattfindet. Der Saftraum verschwindet, der Zellraum wird dadurch erheblich verkleinert und ist durch Zytoplasma und Kern völlig ausgefüllt. Da während dieser Gestalts- und Größenveränderung der Keimzelle ihre Empfindlichkeit gegen Einwirkung von Fixierungsmitteln offenbar besonders groß ist, erweckt sie in den Prä-

paraten häufig den Eindruck, als sei sie mit den Synergiden in Degeneration begriffen. Zu ganz gleichen Ergebnissen führten die Untersuchungen an Thismia-Arten und wie schon pag. 132 angeführt wurde, auch bei Sciaphila und Cotylanthera. Die auffallendste Verkleinerung erfährt die Eizelle während der Umgestaltung zur Keimzelle bei Cotylanthera. Hier ist, wie ich einer späteren, ausführlichen Darstellung der Verhältnisse vorgreifend bemerken möchte, zur Zeit der freien Endospermkernteilung die Eizelle so klein, daß sie nur noch aus dem Zellkern und einer denselben umhüllenden dünnen Plasmaschicht besteht und infolge der geringen Größe und der Lagerung am basalen Pol des Embryosackes erst nach langem Suchen entdeckt worden ist.

Ganz ähnlich liegen nun die Dinge auch bei Balanophora. Die Bilder, die der Eipol des Embryosackes während der ersten Stadien der Endospermbildung bietet, täuschen noch um so mehr eine völlige Degeneration des ganzen Eiapparates vor, als, wie auch Treub schreibt, dieser Teil des Embryosackes nur von einer dünnen Membran umgeben ist und auch deshalb bei der Präparation leicht Schrumpfungen erfährt. Seine Zellen erhalten dadurch ein ähnliches Aussehen wie die an der Oberfläche, speziell am Scheitel des Embryosackes, in Auflösung begriffenen Nuzelluszellen.

Aufgelöst werden aber nach meiner Feststellung zu Beginn der Endospermbildung nur eine oder auch beide Synergiden nebst dem umgebenden Nuzellusgewebe. Über der ersten Endospermzelle findet man daher in einer Gruppe vereinigt die degenerierenden Synergiden und die verjüngte und infolge der Präparation leicht geschrumpfte Eizelle (Taf. I, Fig. 16). Die Synergidenkerne sind gleichmäßig rot gefärbt, ohne Kernkörperchen und häufig von unregelmäßigen Umrissen. Öfters kommt es auch zu einem Zerfall ihrer Kerne in zwei bis vier unregelmäßig geformte Stücke, die nebeneinander oder an verschiedenen Stellen der kontrahierten Zellen liegen. Bei der undeutlichen Abgrenzung der Synergidenzellen kann infolge dieser Kernfragmentation leicht der Eindruck entstehen, als seien hier Reste von drei oder mehr degenerierenden Zellen vorhanden. Neben den immer kleiner werdenden Resten der Synergiden liegt die ebenfalls deformierte Eizelle, die aber deutlich strukturiertes Plasma und einen chromatinreichen Kern enthält. In diesem Zustande verharrt sie auch während der nachfolgenden Stadien der Endospermbildung (Taf. I, Fig. 17 und 18). Da die den Embryosackscheitel bedeckenden Zellen in Auflösung begriffen sind, ist es begreiflich, daß das Endosperm sein Wachstum auch nach oben ausdehnt und dabei die Eizelle seitlich umwächst. Die Wahrnehmung

der Eizelle wird dadurch noch mehr erschwert und nur äußerst selten trifft man bei der Durchmusterung von Präparaten mit solchen Entwicklungsstadien auf Schnitte, in welchen (Taf. II, Fig. 2) die Keimzelle durch die bedeckende, inhaltsreiche Endospermzelle hindurch sichtbar ist. Nun erst setzt die eigentliche Keimentwicklung ein. Die Keimzelle zeigt reichlicheres und stärker färbbares Plasma und beginnt sich unter gleichzeitiger Größenzunahme des Kernes in die Länge zu strecken. Während dieses Wachstums bilden sich in ihrem Plasma eine, zwei oder mehrere Vakuolen (Taf. II, Fig. 3). Durch eine erste Kernteilung entstehen zwei hintereinander liegende Kerne (Taf. II, Fig. 6 und 7). Hierauf folgt eine Querteilung der Zelle (Taf. II, Fig. 8).

Häufig trifft man an Stelle eines quergeteilten, zweizelligen Embryos zwei nebeneinander liegende, gleichgeformte und mit gleichem Inhalt versehene Zellen (Taf. II, Fig. 4 und 5; vgl. auch Taf. XXXV, Fig. 29 bei Lotsy). Trotzdem ich in keinem Falle eine Kernteilung mit quergestellter Achse oder sonstige Anzeichen dafür gefunden habe, daß diese beiden Zellen durch Längsteilung aus der gestreckten Keimzelle hervorgegangen sind, will ich die Möglichkeit dieser Teilung nicht außer Frage setzen. Wahrscheinlicher allerdings erscheint mir die Möglichkeit, daß es sich in diesen Fällen um Weiterentwicklung von zwei Zellen des Eiapparates handelt. Damit wäre auch in Einklang zu bringen, daß in jüngeren Stadien statt einer einzigen, zuweilen zwei Zellen des Eiapparates ziemlich gut erhalten sind. Ferner spricht dafür der Umstand, daß in noch etwas älteren Stadien an Stelle der zwei nebeneinander liegenden einkernigen Zellen, zwei solche mit zwei oder sogar mit vier Kernen vorhanden sind. Alles das deutet mehr auf eine Weiterentwicklung von zwei ursprünglich getrennten Zellen, als auf eine Längsteilung der einen Keimzelle hin. Ich halte also dafür, daß bei Balanophora elongata und globosa ein ähnliches Verhalten vorliegt, wie es für Burmannia coelestis (Ernst und Bernhard 1912, pag. 248) beschrieben worden ist: Parthenogenesis mit gelegentlicher Polyembryonie.

In den Präparaten Treub's scheinen ähnliche Bilder gefehlt zu haben. Sie wären ihm sonst gewiß aufgefallen, um so mehr, als Polyembryonie mit seiner Annahme der apogamen Embryobildung aus Prothalliumzellen trefflich harmoniert hätte und eigentlich a priori hätte erwartet werden müssen. Auch Lotsy macht über das Vorkommen von zwei Embryonen in einem Endospermkörper keine Mitteilung (vgl. aber seine Taf. XXIX, Fig. 35), während er über das

Vorkommen von zwei Embryosäcken mit je einem Embryo in einem fast reifen Samen zu berichten weiß (l. c. pag. 180, Taf. XXIX, Fig. 39).

Die Lage des Embryos im Endosperm ist in jüngeren wie in älteren Samenanlagen erst nach Durchsicht zahlreicher Präparate zu übersehen. In der großen Mehrzahl der Schnitte erscheinen die Embryonen, wie von Treub und Lotsy dargestellt worden ist, rings vom Endospermkörper umschlossen und, wie Treub schreibt, dem vorderen Ende desselben etwas genähert (Taf. II, Fig. 9). Nach langem Suchen sind aber eine ganze Anzahl Samenanlagen gefunden worden, in welchen der Embryo bis an die Oberfläche des Endosperms reicht. Einige dieser Stadien sind in den Figuren 4, 7 und 8 (Taf. II) dargestellt worden. Auch in vielen Schnitten mit rings von Endosperm umschlossenen Embryonen läßt die Anordnung der Endospermzellen erkennen, daß es sich entweder um tangential geführte Schnitte oder um eine nachträgliche Umwachsung einer ursprünglich an der Oberfläche liegenden Zelle handelt.

Von den durch die erste Querteilung entstandenen zwei Zellen des Proembryos wird die eine zur Suspensorzelle. Die Weiterentwicklung des Embryos geht von der scheitelständigen Zelle aus. Weiter entwickelte Stadien wurden nur wenige gefunden. Häufig sind nur noch Stadien, in welchen die Endzelle zwei oder vier Kerne enthält oder in ebensoviele Zellen zerlegt worden ist. Der einzige, bedeutend weiter entwickelte Embryo ist in Taf. II, Fig. 11 *a* und *b*, dargestellt. Außer einer schmalen, bis an die Oberfläche des Embryosackes reichenden Stielzelle weist derselbe drei zweizellige Etagen auf. Die Stielzelle dieses Embryos ist von den Etagenzellen durch geringeren Plasmagehalt und das Fehlen des Kerns unterschieden. Sie ist also schon in Rückbildung begriffen, dabei allerdings erst so wenig degeneriert, daß sie noch absolut sicher als Bestandteil des Embryos erkennbar ist. Es ist sehr wohl möglich, daß in anderen Samenanlagen die Auflösung der Basalzelle früher und rascher vor sich geht, ihr Platz von den benachbarten Endospermzellen eingenommen wird und so der Keimling völlig ins Innere des Endosperms zu liegen kommt.

Es sind also, wenn wir den Entwicklungsgang der zehr kleinen und wenig differenzierten Embryonen von Balanophora überblicken, drei verschiedene Umstände, deren Zusammenwirken die Feststellung obiger Tatsachen erschweren und Treub bei seiner Darstellung der Embryoentwicklung auf eine falsche Bahn drängten:

1. Die kontrahierende Wirkung der Präparationsflüssigkeiten, die sich auf den ganzen Embryosackinhalt, besonders aber auf die Elemente des Eipoles geltend macht [1]).

2. Die Volumen- und Formänderung der Eizelle zu Beginn der Weiterentwicklung des Embryosackinhaltes, welche zusammen mit der Wirkung der Fixierflüssigkeit leicht eine Degeneration des ganzen Eiapparates vortäuscht.

3. Die auffallend verspätete Embryoentwicklung. Wachstum und Teilung der Keimzelle erfolgen zu einer Zeit, da durch den dichten Inhalt der Endospermzellen und deren Wachstum die Auffindung der Eizelle erschwert ist. Bei der Kleinheit der Objekte und ihrer ungünstigen Lagerung ist daher die Gewinnung entscheidender Bilder vom Zufall oder sehr langem Suchen abhängig.

Nach unserer Feststellung geht also bei Balanophora elongata und B. globosa der Embryo aus der Eizelle des Eiapparates hervor. Es bleibt also noch zu entscheiden, ob dieser Embryobildung auch eine Befruchtung vorausgeht oder nicht. Hierin möchte ich mich, allerdings

1) Von dem zur Verfügung stehenden Untersuchungsmaterial sind hauptsächlich die von mir mit 96 % Alkohol, sowie die von Prof. Senn und Dr. Bernard mit absolutem Alkohol fixierten Blütenstände geschnitten worden. Die kontrahierende Wirkung des Alkohols hat sich in den verschiedenen Entwicklungsstadien in verschiedenem Maße geltend gemacht. Fast in allen jüngeren Embryosäcken hat sich der dünne Plasmabelag, der die U-förmige Embryosackhöhle auskleidet, von der Wand abgehoben und liegt als faltiger Schlauch im Zellraume (Taf. I, Fig. 9—12). In achtkernigen Embryosäcken mit Eizelle und Synergiden ist durch die Wirkung der Fixierflüssigkeit eine deutliche Sonderung des dem Polkern zugehörigen Plasmas vom Eiapparat eingetreten. Im Eiapparat selbst weist der Inhalt einer jeden Zelle, auch derjenige der Eizelle, wieder Schrumpfungserscheinungen auf. Indessen ist doch auf diesen Stadien, wie auch später, nach Bildung der ersten Endospermzellen stets erkennbar, daß es sich nicht nur um Schrumpfungen im Eiapparat, sondern um ebenso starke Schrumpfungen im übrigen Embryosackinhalte handelt. So geht also schon aus der Form der Eizelle und des zwischen Eizelle und Polkernplasma, resp. zwischen Eizelle und Endospermzellen entstandenen Kontraktionsraumes in den möglichst getreu nach den Präparaten gezeichneten Figuren 12—14 hervor, daß nicht etwa das Plasma des Embryosackes den Eiapparat zusammenpreßt, wie Treub (l. c. pag. 14) angenommen hat, sondern vielmehr der Eiapparat, resp. dessen Eizelle vor der Fixierung stark in das Embryosackplasma vorgewölbt gewesen sein muß. Unter Berücksichtigung der Schrumpfungserscheinungen kann man also an den Bildern noch recht gut die ursprüngliche Größe und Form der Ei- und Keimzelle auf den verschiedenen Entwicklungsstadien bestimmen. Es sei noch darauf hingewiesen, daß in dem von Treub und Lotsy untersuchten Material, nach ihren Zeichnungen zu schließen, eben solche, wenn nicht noch stärkere Kontraktionen in den Embryosäcken eingetreten waren.

wiederum nicht ohne Einschränkung, der Ansicht von Treub und Lotsy anschließen.

Treub erwähnt (l. c. pag. 20), daß er an den weiblichen Organen von B. elongata niemals einen Pollenschlauch gesehen habe. Ich fand trotz eingehenden Suchens ebenfalls keine keimenden Pollenkörner, doch sind in einem meiner Präparate drei Samenanlagen enthalten, von denen die eine im griffelähnlichen Fortsatz von einem Pollenschlauch durchwachsen zu sein scheint, während in den beiden anderen ein Pollenschlauchende am oberen Rande des Eiapparates vorhanden sein könnte. Natürlich möchte ich diesen drei Fällen kein entscheidendes Gewicht beilegen, doch ist damit die Möglichkeit angedeutet, daß bei Balanophora elongata neben vorwiegend parthenogenetischer Embryobildung gelegentlich auch die eine oder andere Eizelle befruchtet wird. Es könnte sich also B. elongata denjenigen parthenogenetischen Pflanzen anschließen, bei denen, wie zuerst für Thalictrum purpurascens gezeigt worden ist, gelegentlich noch Chromosomenreduktion und Befruchtung erfolgen können. Hierfür speziell bei Balanophora aber den Nachweis zu erbringen, dürfte in Anbetracht all der Schwierigkeiten, die sich der Untersuchung entgegenstellen, nur durch einen dem erreichbaren Resultat keineswegs entsprechenden Zeitaufwand möglich werden. Für Balanophora globosa liegen die Verhältnisse wesentlich günstiger. Für diese Spezies ist auf Grund der Lotsy'schen Untersuchung und meines Nachweises der Entstehung des Embryos aus der Eizelle somatische Parthenogenesis wohl sicher. Schon in der Überschrift seiner Mitteilung bezeichnet Lotsy Balanophora globosa als eine „örtlich verwitwete Pflanze". Männliche Pflanzen waren an seinem Fundorte, dem Pengalenganplateau auf Java, nicht vorhanden. Außerdem hat Lotsy völlig einwandfrei durch das Experiment den Nachweis erbracht, daß bei dieser Balanophora-Art Samenbildung ohne Befruchtung erfolgt. Er konnte zeigen, daß weibliche Pflanzen auch an isoliert entstandenen Blütenständen die charakteristischen Samen mit Endosperm und Embryo erzeugten (l. c. p. 177).

## 4. Vergleich mit den Ergebnissen embryologischer Untersuchungen an anderen Balanophoraceen.

Schon einige Jahrzehnte vor Treub und Lotsy haben mehrere Botaniker die Fortpflanzungsvorgänge bei Balanophora und anderen Vertretern der Balanophoraceen studiert. Der Arbeit Treub's war ferner eine solche von Van Tieghem über B. indica vorausgegangen. Sowohl Van Tieghem wie Treub stellen ihre Befunde in starken

Gegensatz zu den Ergebnissen der früheren Autoren. Nach Treub ist alles was bis 1896 über die weiblichen Blüten von Balanophora in die Lehrbücher übergegangen ist und zum größten Teil auf den Altmeister der pflanzlichen Embryologie, Hofmeister, zurückgeht (1858, pag. 110 und 1859, pag. 585) durch und durch unrichtig. „Il se trouve que tout ce qui a été publié par lui (Hofmeister), sur l'organe femelle du Balanophora, est erroné, et cela à tel point qu'on ne réussit pas à se rendre compte, comment un investigateur d'un aussi grand mérite, ait pu commettre de si graves erreurs (l. c. pag. 1).

Bei der Redaktion seiner Abhandlung hatte Treub die etwa ein Jahr zuvor erschienene Arbeit von Van Tieghem vorgelegen und er gibt in seiner Einleitung die B. indica betreffenden Ausführungen Van Tieghem's in extenso wieder. Seine eigenen Befunde stimmen mit denjenigen Van Tieghem's, soweit sie die Entwicklung des weiblichen Organs selbst, sowie die Entwicklung des Embryosackes bis zum achtkernigen Stadium betreffen, in den Hauptzügen überein. In den Details allerdings weichen die beiden Darstellungen häufig voneinander ab. Auf Grund seiner viel einläßlicheren Untersuchung kann Treub verschiedene Angaben Van Tieghem's, wie z. B. diejenige, daß der Plasmaschlauch des Embryosackes allein **U**-Form habe, die Zellulosewand in Beziehung zur Achse dagegen symmetrisch bleibe, sicher widerlegen. Nach Abschluß der Zellbildung im achtkernigen Embryosacke konstatierte Van Tieghem bei Balanophora indica ebenfalls, daß die Verschmelzung der beiden Polkerne ausbleibt und die Entwicklung des Endosperms vom oberen Polkern allein ausgeht. In starkem Widerspruch zu Treub stehen aber seine Angaben über den Ursprung des Embryo. Er gibt für den Embryosack von B. indica das Vorkommen eines völlig normal entwickelten Eiapparates an und stellt fest (1896, pag. 306), daß dessen Eizelle durch einen Pollenschlauch befruchtet wird. Treub selbst hat den Widerspruch zwischen seinen eigenen Angaben über die Entstehung des Embryos und denjenigen Van Tieghem's nicht diskutiert, sondern sich mit dem, wie ihm schien, einwandfreien Nachweis der apogamen Embryobildung bei der von ihm untersuchten Art begnügt. Einer Verallgemeinerung der Resultate weniger abgeneigt, schrieb dagegen Lotsy in seiner Schlußbetrachtung (l. c. pag. 184):

„Mir scheinen die hier beobachteten Tatsachen zur Genüge zu zeigen, daß B. globosa in ihrer Entwicklung vollständig mit B. elongata übereinstimmt, so daß die von Treub für B. elongata angegebene Entwicklung wohl für das ganze Genus Balanophora gelten wird.

Die von Van Tieghem an Balanophora indica erhaltenen Resultate werden wohl aus dem ungenügenden Zustande des diesem großen Forscher zur Verfügung stehenden Materials erklärt werden müssen."

In einer der Untersuchung über Balanophora bald nachfolgenden Studie über Rhopalocnemis phalloides stellt Lotsy (1901) fest, daß bei diesem Vertreter der Balanophoraceen der Embryo aus der Eizelle hervorgeht. Dieser Ursprung des Embryos wird auch durch Zeichnungen belegt. Von einer derselben (Taf. XI, Fig. 54) sagt er, daß sie „puts it beyond the shadow of a doubt that the embryo is formed from the egg-cell". Von einer anderen Figur (Taf. XI, Fig. 53) welche einen Endospermkörper mit ringsumschlossenem Embryo darstellt, wird dagegen geschrieben (l. c. pag. 90), daß sie „might give rise to the idea that the embryo was formed apogametically as in Balanophora; this dilusion is caused, by the fact that the section is not a median one in regard to the eggcell and thus has not touched the stalk of the eggcell".

Ob Parthenogenesis vorliegt oder Befruchtung eintritt, konnte Lotsy für Rhopalocnemis nicht absolut sicher feststellen. Doch erscheint ihm Parthenogenesis wahrscheinlicher.

Auffallend ist, daß Lotsy bei diesem Befund sich nicht seiner früheren Ablehnung der Angaben Van Tieghem's und seiner eigenen Verallgemeinerung der Treub'schen Ergebnisse für die ganze Gattung Balanophora erinnert hat. Es scheint, als hätte er durch seinen eigenen Nachweis der wahrscheinlich parthenogenetischen, sicher aber aus der Eizelle stattfindenden Embryobildung bei einer Balanophora sehr nahe stehenden Gattung zu einer Revision der Angaben über Balanophora geradezu herausgefordert werden müssen. Merkwürdigerweise ist dies nicht der Fall gewesen, denn er schreibt auf derselben Seite weiter:

„The fact which has been absolutely proved and which is not without interest is that in the Balanophoraceous family the embryo may be formed in two very different ways viz.: among Balanophora elongata (Treub) and Balanophora globosa (Lotsy) apogamically from endospermic cells, among Rhopalocnemis phalloides from the egg cell."

Nun, zwei Wege der Embryobildung sind auch nach meiner Meinung innerhalb der Balanophoraceen zu unterscheiden, aber beide nehmen ihren Ausgang von der Eizelle. In einem Falle findet parthenogenetische Entwicklung derselben statt, so bei B. globosa, sehr wahrscheinlich auch bei B. elongata und Rhopalocnemis

phalloides, vielleicht auch bei Arten anderer Gattungen der Familie. Bei anderen Vertretern der Balanophoraceen geht der Embryobildung dagegen eine normale Befruchtung der Eizelle voraus. Der Beweis hiefür scheint mir in der bereits vorliegenden Literatur gegeben zu sein. Zunächst ist zu erwähnen, daß Van Tieghem in einer neueren Arbeit (1907, pag. 174) in der Lage war, nicht nur seine früheren Angaben über B. indica aufrecht zu erhalten, sondern auch durch Untersuchungen an zwei weiteren Balanophora-Arten, B. dentata und B. pentamera zu ergänzen. Die Vorgänge der Endosperm- und Embryobildung hat Van Tieghem dabei leider nicht selbst untersucht. Er bezieht sich in seiner zusammenfassenden Darstellung auf die Ergebnisse der älteren Autoren, speziell auf Hofmeister. Dabei hebt er hervor, daß er selbst gezwungen gewesen sei, die großen Irrtümer aufzudecken, die in dessen Darstellung der Entwicklung des weiblichen Organs von Balanophora bis zur Eibildung enthalten sind und daß die Treub'sche Darstellung die Richtigkeit seiner Korrekturen vollauf bestätigt habe. Trotzdem stimmt er aber dem vernichtenden Urteil Treub's über die Hofmeister'sche Untersuchung nicht zu und weist, wie sich jetzt zeigt mit Recht, darauf hin, daß Unrichtigkeiten im ersten Teil der Darstellung Hofmeister's die Richtigkeit der Angaben im zweiten Teil nicht ausschließen.

Er schreibt: „Malgré la grave erreur qu'il a commise dans la structure du carpelle avant la formation de l'oeuf, en lui attribuant un ovule qui n'existe pas, cette seconde partie des résultats de Hofmeister, avec les figures qui les accompagnent et les appuient, me parait mériter pleine confiance. Il serait injuste, à mon avis, de les regarder tous, à cause de cette faute initiale, comme nuls et non avenus, en creusant ainsi du même coup une grande lacune dans nos connaissances. Il ne serait pas légitime non plus de chercher ensuite à combler cette lacune indirectement, en étendant purement et simplement au genre Balanophore les faits probablement exceptionels qui ont été observés plus récemment dans deux espèces de Java." Sein Wunsch, es möchten bald neue Untersuchungen die Richtigkeit der Hofmeister'schen Resultate prüfen, scheint durch meine Untersuchung bereits erfüllt und seine Vermutung, daß die Angaben Hofmeister's über Embryo- und Endospermbildung nicht ohne weiteres abgelehnt werden dürfen, sondern Vertrauen verdienen, hat sich vollkommen richtig erwiesen.

Der Vergleich der Hofmeisterschen Figuren (1859, Taf. XV, Fig. 8—13) mit den meinigen ergibt für den zweiten Teil seiner Untersuchung eine geradezu glänzende Rechtfertigung. Zieht man auch den

Text zum Vergleich heran, so zeigt sich eine weitgehende Übereinstimmung in Endosperm- und Embryobildung bei B. elongata und B. globosa einerseits und den von Hofmeister untersuchten B. polyandra, fungosa, B. dioica andererseits. Der einzige Unterschied besteht darin, daß bei B. elongata und globosa der Embryo sehr wahrscheinlich aus der unbefruchteten, bei den von Hofmeister untersuchten Arten aus der befruchteten Eizelle hervorgeht. Ich lasse Hofmeister's Angaben über die Embryogenese unter Weglassung einiger weniger wichtiger Details (l. c. pag. 589) nachfolgen:

„Mehrmals wurde bei Balanophora polyandra und fungosa eine fädliche Zelle, mit das Licht stark brechendem Inhalte, in Berührung mit dem oberen Teile des Embryosackes beobachtet. Kein Zweifel, daß sie das Ende des Pollenschlauches ist. Überall, wo sie wahrgenommen wurde, war nur noch eines der Keimbläschen vorhanden, und der ganze Raum des Embryosackes in mindestens zwei Tochterzellen geteilt. Diese zwei ersten Zellen des Endosperms werden durch das Auftreten einer Längsscheidewand gebildet. Dieser ersten Teilung folgt sofort die durch auf der zuvorgebildeten rechtwinkelige Längs-, dieser die durch Querwände. In den acht Zellen des Endospermkörpers treten darauf verschieden geneigte Wandungen auf."

Diese Darstellung stimmt, wie man sieht, vollständig mit meiner Beschreibung der Entwicklung des achtzelligen Endospermkörpers aus der nach der ersten Teilung des oberen Polkerns entstandenen Endospermzelle überein. Der einzige Irrtum Hofmeister's in bezug auf die Endospermbildung beruht darin, daß er den ersten zur Endospermbildung notwendigen Teilungsschritt übersehen hat und die Zelle, „deren ganzer Raum durch eine Längswand in zwei Tochterzellen geteilt wird", eben nicht der Embryosackraum, sondern bereits eine erste Endospermzelle ist.

Bei der Feststellung der Embryoentwicklung verzeichnete Hofmeister ebenfalls die Wahrnehmung, daß das befruchtete Keimbläschen sich zunächst nicht wesentlich verändert und sich während der Endospermbildung kaum merklich in die Länge streckt. Die weitere Entwicklung des Embryos wird (1859, pag. 591) wie folgt geschildert:

„Im heranwachsenden Endosperm verlängert sich das befruchtete Keimbläschen zu einem bis nahe an den Mittelpunkt des Zellenkörpers wachsenden Embryonalschlauche, dicht über dessen Ende dann eine Querwand entsteht. Bisweilen, doch nicht immer, wiederholt sich diese Querwandbildung in der unteren Zelle des zweizelligen Vorkeims. Die Umbildung seiner Endzelle zum Embryokügelchen wurde nur in solchen

Früchten beobachtet, in denen das Endosperm die Fruchtknotenhöhle (soll heißen den Embryosack) völlig ausfüllte und die alle Zeichen der vollständigen Reife trugen. Hier erschien die Endzelle des Vorkeims durch übers Kreuz gestellte Längsscheidewände in vier Zellen geteilt."

Auch in dieser sich in der Hauptsache auf B. dioica beziehenden Darstellung der Embryobildung ist also eine weitgehende Übereinstimmung mit meinen Angaben (vgl. pag. 144) nicht zu verkennen. Für die Beurteilung dieser Übereinstimmung dürfte die Erklärung wertvoll sein, daß ich während meiner ganzen Untersuchung und auch bei der Ausführung meiner Zeichnungen nur die Arbeiten von Treub und Lotsy vor mir hatte. Um so überraschender war es dann für mich selbst, bei der während der Ausarbeitung des Manuskripts erfolgten Durchsicht der älteren Literatur zu ersehen, daß die von Hofmeister und mir bei der Untersuchung verschiedener Arten erhaltenen Resultate eine gegenseitige Bestätigung bilden.

Nachdem also gezeigt worden ist, daß die Hofmeister'sche Darstellung der Embryo- und Endospermbildung bei den von ihm untersuchten Balanophora-Arten vollen Anspruch auf Richtigkeit machen darf, wird man auch seine Angaben über das Anhaften von Pollenkörnern an der Spitze des griffelartigen Fortsatzes, über Pollenschlauchbildung und Wachstum des Pollenschlauches bis zum oberen Ende des Embryosackes nicht länger übersehen dürfen. Noch um so weniger, als sich gerade in diesen Punkten Hofmeister auf ähnliche Beobachtungen von Griffith (Transact. Linn. Soc. 20, pag. 99 und Taf. VII, Fig. 13 und 16) und Hooker (Transact. Linn. Soc. 25, Taf. V, Fig. 15—17) beziehen konnte. Man wird nun ferner auch seinen Angaben über andere Balanophoraceen (z. B. Langsdorffia hypogaea Mart. 1859, pag. 578, Sarcophyte sanguinea Sparrm. 1859, pag. 583, Phyllocoryne jamaicensis Hook. 1859, pag. 598) hinsichtlich Bestäubung, Befruchtung, Embryo- und Endospermbildung Glauben schenken müssen. Ziehen wir also auch diese Angaben Hofmeisters, sowie die auch von van Tieghem berücksichtigten Ergebnisse von Griffith, Hooker und anderen älteren Autoren zum Vergleich heran, so ergibt sich, daß bei allen bis jetzt untersuchten Balanophoraceen der Embryo aus der Eizelle hervorgeht und auch in späteren Stadien noch häufig durch einen Träger bis an die Embryosackwand reicht.

Bei Balanophora polyandra, fungosa, volucrata, B. indica, bei Cynomorium coccineum, Langsdorffia hypogaea, Sarcophyte sanguinea, Phyllocoryne jamaicensis sind entweder Pollen-

körner auf der Narbe, Pollenschläuche im Griffel oder am Eiapparat festgestellt worden. Damit ist für diese Vertreter der Balanophoraceen die Befruchtung zwar nicht völlig erwiesen, Embryobildung aus der befruchteten Eizelle aber immerhin zu erwarten. Für Balanophora elongata, B. globosa, Rhopalocnemis phalloides und Helosis guyanensis Rich. erfolgt die Embryobildung ebenfalls aus der Eizelle, und zwar — was allerdings nicht für alle vier Pflanzen in gleichem Maße wahrscheinlich gemacht worden ist — auf parthenogenetischem Wege.

Einer besonderen Erwähnung bedarf noch die Helosis guyanensis, über welche nicht nur die älteren Angaben Hofmeister's (1859, pag. 593, Taf. XVI, Fig. 1—5), sondern auch eine neuere embryologisch-zytologische Untersuchung von Chodat und Bernard vorliegt. In der Literatur wird Helosis guyanensis vielfach (z. B. Coulter und Chamberlain, pag. 218, Winkler 1908, pag. 357 und 1913, pag. 266) auf Grund der Untersuchungsergebnisse der genannten Autoren mit B. globosa und elongata als Beispiel für dieselbe Art der apogamen Embryobildung angeführt. Es wird also vor allem notwendig sein, den Standpunkt der beiden Autoren selbst kennen zu lernen. Auf die von Balanophora stark abweichende Entwicklung des Embryosackes von Helosis (s. Chodat und Bernard, 1900, pag. 76) braucht dabei nicht eingetreten zu werden. In Übereinstimmung mit B. elongata und B. globosa erfolgt auch bei Helosis guyanensis die Endospermbildung aus dem einen, oberen Polkern. Ein Embryo wurde erst in späteren Entwicklungsstadien, scheinbar ohne Suspensor, dem Endosperm eingesenkt gefunden. Er bleibt nach der Darstellung von Chodat und Bernard sehr rudimentär und setzt sich nur aus einer kleinen Anzahl von Zellen zusammen, die einen ungefähr keulenförmigen, von einer Querfurche durchzogenen Körper bilden. Die ersten Stadien der Embryoentwicklung wurden nicht aufgefunden, die beiden Autoren äußern sich daher auch nur äußerst vorsichtig über die Herkunft des Embryos (l. c. pag. 13):

„Faut-il considérer l'embryon d'Helosis comme le produit de l'oeuf fécondé? Vaut-il mieux admettre que, comme chez Balanophora elongata étudié par M. Treub, il est adventif? Nous ne sommes pas en mesure de donner à ces questions une solution définitive.

Il nous semble néanmoins probable que la seconde alternation est la vraie. L'oeuf, au moment où, chez les autres végétaux normalement fécondés, il entre en division et s'allonge pour constituer le suspenseur

et l'embryon, subit au contraire ici un remarquable appauvrissement et finit par devenir méconnaissable.

La position de l'embryon isolé dans l'endosperme paraît un second indice important permettant de supposer que son origine est endospermique. Si cette supposition se trouve fortifiée par des recherches complémentaires, Helosis guyanensis fournirait un nouvel exemple d'apogamie."

Ich glaube nicht, daß eine Nachuntersuchung dieses Ergebnis zeitigen würde. In Analogie zu den Befunden an Balanophora und den eingangs erwähnten saprophytischen Burmannia-, Sciaphila- und Cotylanthera-Arten würde sich wahrscheinlich zeigen, daß die Eizelle von Helosis guyanensis nur scheinbar degeneriert und einem ersten Stadium der Rückbildung im späteren Verlauf der Endospermbildung ein verspätetes Wachstum nachfolgt. Auch der Umstand, daß der Embryo inmitten des Endospermkörpers gefunden worden ist, wird eine einfachere Erklärung finden, wahrscheinlich dieselbe, die Lotsy selbst für Rhopalocnemis gegeben hat. Selbstverständlich vermögen diese Analogieschlüsse die direkte Feststellung nicht zu ersetzen. Diese ist aber schon durch Hofmeister erfolgt. Auch in seiner Darstellung der Entwicklungsvorgänge von Helosis werden, trotz nachgewiesener großer Fehler nicht alle Angaben in Zweifel gezogen werden dürfen und wenn er schreibt (1859, pag. 596): „Der Spitze des Endospermkörpers ist der verhältnismäßig kleine, kugelige Embryo eingelagert. Er haftet durch einen fädlichen kurzen Träger, eine einfache Zellreihe, an der Innenwand des Embryosackes" und dazu entsprechende Figuren gegeben werden (1859, Taf. XVI, Fig. 4, 5), so liegt meines Erachtens kein Grund vor, solchen bestimmten Angaben nicht volle Beweiskraft zuzumessen.

Sicherlich sind weitere Untersuchungen wünschenswert. Die bisherigen Resultate lassen aber meines Erachtens voraussehen, daß weder die erneute und ergänzende Untersuchung von Helosis noch einer anderen Balanophoracee zu anderen Ergebnissen führen wird als zur Feststellung der Bildung eines an der Außenwand des Embryosackes haftenden Embryos, der aus der Eizelle hervorgeht, gelegentlich vielleicht auch aus einer anderen Zelle des Eiapparates — parthenogenetisch oder nach vorausgegangener Befruchtung.

Seit 1898 hat Balanophora als Beispiel eines besonders interessanten Typus der Apogamie bei Angiospermen gegolten. Trotz der außerordentlichen Zahl embryologischer Untersuchungen, die seither an Angiospermen der verschiedensten Verwandtschaftskreise ausgeführt worden sind und zur Aufdeckung größerer und kleinerer Variationen

im Verlauf von Embryosack-, Embryo- und Endospermentwicklung geführt haben, hat sich dem von Treub und Lotsy beschriebenen Beispiel kein weiteres zugesellen wollen. Nunmehr ist erwiesen, daß dieses eine Beispiel selbst auf irrtümlicher Auffassung beruht, an Stelle der behaupteten Apogamie bei B. elongata und globosa Embryobildung aus der Eizelle und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach somatische Parthenogenesis vorliegt. Man wird dieses Ergebnis vielleicht hier und dort im Interesse unserer phylogenetischen Anschauungen bedauern. Auch dem Verfasser dieser Mitteilung wäre der Nachweis weiterer Beispiele von Apogamie bei Angiospermen als Ergebnis mühevoller Untersuchungen willkommener gewesen.

Bei der jetzigen Sachlage wird man sich wohl mit dem Gedanken abfinden müssen, daß Embryobildung aus Zellen des Endosperms bei den Angiospermen nicht vorkommt. Bedenkt man aber, daß auch bei den Gymnospermen apogame Embryobildung völlig zu fehlen scheint, obschon deren primäres Endosperm dem apogame Embryonen liefernden Prothallium der Pteridophyten noch sehr viel näher steht als das sekundäre Endosperm der Angiospermen, so wird man diesen Verlust für die Phylogenie der Angiospermen doch nicht allzu schwer einzuschätzen haben.

## 5. Zusammenfassung.

Nach Treub (1898) und Lotsy (1899) degenerieren im achtkernigen Embryosacke von Balanophora elongata und globosa nicht nur alle vier Kerne des Antipodenendes, sondern auch die drei Zellen des Eiapparates. Die ganze weitere Entwicklung ist auf die Teilungstätigkeit des oberen Polkernes beschränkt. Er liefert zunächst einen wenigzelligen Endospermkörper und von einer Zelle des letzteren soll dann schließlich nach der Darstellung der beiden Autoren die Mutterzelle des Embryos abgeteilt werden.

Bei der embryologisch-zytologischen Untersuchung verschiedener saprophytischer Angiospermen (Burmannia, Sciaphila, Cotylanthera) erhielt ich Präparate, welche ebenfalls apogame Embryobildung im Endosperm vermuten ließen, später aber durch den Nachweis somatischer Parthenogenesis eine viel einfachere Erklärung fanden. Dieses Ergebnis ließ auch für Balanophora eine von Treub und Lotsy übersehene Abstammung des Embryos von der Eizelle vermuten. Eine Nachuntersuchung hat dieser Vermutung Recht gegeben

Zunächst hat meine Nachuntersuchung den von Treub und Lotsy für Balanophora elongata und globosa angegebenen Ent-

wicklungsgang des Embryosackes bestätigt. Dieser entsteht entweder direkt aus der Embryosackmutterzelle oder nach einer einzigen Teilung derselben aus der oberen Tochterzelle, und zwar mit somatischer Chromosomenzahl der Kerne. Als richtig erwies sich ferner die von Treub und Lotsy in Übereinstimmung mit Van Tieghem gemachte Angabe, daß die Endospermbildung ausschließlich vom oberen Polkern ausgeht und der Embryosackraum nach einer ersten Teilung desselben in eine kleinere obere Endospermzelle und eine große Basal- oder Haustorialzelle geteilt wird.

Die Regelmäßigkeit im nachfolgenden Verlauf der Endospermbildung ist Treub und Lotsy entgangen. Durch drei aufeinanderfolgende Teilungsschritte entsteht aus der einen Endospermzelle zunächst ein achtzelliger, aus zwei vierzelligen Etagen bestehender Endospermkörper. Erst die nachfolgenden Teilungen finden mit wechselnder Richtung der Teilungswände statt und führen, namentlich in der Umgebung des Embryos, zur Bildung einer größeren Anzahl kleiner Zellen. Vom Eiapparat bleibt während der Endospermbildung die Eizelle erhalten. Vor der Weiterentwicklung zum Embryo nimmt sie zunächst an Größe ab und erfährt, wie die übrigen Elemente des Embryosackes, bei der Präparation Schrumpfungen. Treub und Lotsy haben hieraus den irrtümlichen Schluß auf eine völlige Degeneration des Eiapparates gezogen. In Wirklichkeit wächst aber die kleine Keimzelle während der Endospermbildung wieder stark heran. Der ersten Teilung ihres Kernes folgt eine Querteilung und nach wenigen weiteren Teilungen schließt die Entwicklung des klein und undifferenziert bleibenden Embryos ab.

Aus dem Nachweis somatischer Parthenogenesis bei Balanophora elongata und globosa ergibt sich, daß die Angaben von Van Tieghem über das Vorkommen eines normalen Eiapparates und der Embryobildung aus einer befruchteten Eizelle bei Balanophora indica und ebenso die Angaben Hofmeister's über Bestäubung, Pollenschlauch- und Embryobildung bei Balanophora polyandra, fungosa und dioica mit Unrecht angezweifelt worden sind. Aus allen bisherigen Befunden an Balanophora-Arten sowie denjenigen Hofmeister's an Langsdorffia hypogaea, Sarcophyte sanguinea, Phyllocoryne jamaicensis usw. geht vielmehr hervor, daß der Embryo der Balanophoraceen seinen Ursprung meist aus der Eizelle, nur ausnahmsweise vielleicht auch aus einer anderen Zelle des Eiapparates nimmt, bei den meisten Vertretern der Familie nach vorausgegangener Befruch-

tung, bei Balanophora elongata und globosa, bei Rhopalocnemis phalloides und Helosis guyanensis dagegen parthenogenetisch.

## Literaturverzeichnis.

Bernard, Ch., Recherches sur les sphères attractives chez Lilium candidum, Helosis guyanensis etc. Journal de Botanique 1900, T. XIV, pag. 206—212.

Ders., Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. Journal de Botanique 1903, T. XVII, pag. 23.

Brown, R., Description of the femal flower and fruit of Rafflesia Arnoldi. with remarks on its affinities; and an illustration of the structure of Hydnora africana, Juni 1834. Transact. Linn. Soc. of London 1842, Vol. XIX, pag. 221—247.

Chodat, R. et Bernard, Ch., Sur le sac embryonnaire d'Helosis guyanensis. Journal de Botanique 1900, T. XIV, pag. 72—79.

Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J., Morphology of Angiosperms. New-York 1903.

Engler, A., Balanophoraceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien 1889, III, 1, pag. 243—263 und Nachtr. III. pag. 99.

Engler, A. und Gilg, E., Syllabus der Pflanzenfamilien. VII. Aufl., Berlin 1912.

Ernst, A. und Bernard, Ch., Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von Burmannia candida Engl. und B. Championii Thw. Ann. Jardin bot. Buitenzorg 1912, 2. Ser., Bd. X, pag. 161—188.

Dies., Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von Burmannia coelestis Don. Ann. Jardin bot. Buitenzorg 1912, 2. Ser., Bd. XI, pag. 234—257.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Griffith, W., On the indian species of Balanophora, and on a new Genus of the family Balanophoreae. Transact. Linn. Society of London 1846, Vol. XX, pag. 93—108.

Hofmeister, W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Botanik I, 1858, pag. 110 und Taf. X. Fig. 6—13.

Ders., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. d. Sächs. Gesellschaft d. Wiss. 1859, Bd. VI, pag. 585, Taf. XIV u. XV.

Juel, H. O., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 1900, Bd. XXXIII, No. 5.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, bearbeitet von E. Loew und O. Appel 1904, Bd. III, 1. Teil; Balanophoraceae pag. 260—265.

Koorders, S. H., Exkursionsflora von Java. Dikotyledonen (Archichlamydeae) 1912, Bd. II.

Lotsy, J. P., Balanophora globosa Jungh., eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. Jardin bot. Buitenzorg. 1899, Vol. XVI, pag. 174—186.

Ders., Rhopalocnemis phalloides Jungh., a morphological-systematical study. Ann. Jardin bot. Buitenzorg 1901, Vol. XVII, pag. 73—101.

Ders., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, III, 1. Jena 1911.
Miquel, F. A. G., Flora van Nederlandsch Indie, II, 1856.
Porsch, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907.
Van Tieghem, Ph., Sur l'organisation florale des Balanophoracées etc. Bulletin Société botanique de France 1896, T. XLIII, pag. 295—310.
Ders., Sur les Inovulées. Ann. sc. nat. Bot. 1907, 9. Sér., T. VI, pag. 125—260.
Tischler, G., Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, Bd. LII, pag. 1—84.
Treub, M., L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata Bl. Ann. Jardin bot. Buitenzorg 1898, T. XV, pag. 1—25.
Samuelsson, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornestypen. Svensk Botanisk Tidskrift 1913, Bd. VII, pag. 97—188.
Strasburger, Ed., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Zeitg. 1900, Bd. LVIII, pag. 293—316.
von Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik, II. Aufl., Wien 1911.
Winkler, H., Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus rei bot. 1908, Bd. II, pag. 293—454.
Ders., Apogamie und Parthenogenesis. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 1913, Bd. IV, pag. 265.
Wirz, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Sciaphila spec. und von Epirrhizanthes elongata Bl., 1910, Bd. CI, pag. 395—446.

# Figurenerklärung zu Tafel I und II.

## Tafel I.

Alle Figuren dieser Tafel sind mit Zeiss Apochromat 2 mm n. Ap. 1.30, Tubus 160 mm und dem Leitzschen Zeichenokular gezeichnet worden. Vergr. 620 : 1.

Fig. 1—12: Balanophora globosa Jungh.

Fig. 1. Embryosackmutterzelle mit vakuoligem, infolge der Präparation leicht kontrahiertem Plasma. Kern in Vorbereitung zur ersten Teilung.
Fig. 2. Kernteilung (Dispiremstadium) am Basalende der Embryosackmutterzelle.
Fig. 3. Zweikernige Embryosackzelle mit Vakuolenbildung im Plasma zu Seiten der Kerne.
Fig. 4. Stark gewachsener, zweikerniger Embryosack nach Ausbildung der zentralen Vakuole. Plasma am unteren Pole besonders dicht, erste Andeutung der Bildung des emporwachsenden Embryosackzweiges.
Fig. 5. Tochterzellen, durch äquale Teilung aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangen. Plasmahäute deutlich voneinander entfernt, eine Zellulosewand zwischen den beiden Zellen indessen nicht nachweisbar. Beide Zellen mit gleichartig differenziertem Inhalt.
Fig. 6. Embryosackmutterzelle kurz nach vollzogener Teilung in eine kleinere untere und eine größere, obere Zelle.

Fig. 7. Entwicklung der oberen der beiden Tochterzellen zum Embryosacke.

Fig. 8. Zweikerniger Embryosack mit ungefähr gleich starker Ausbildung der beiden aufwärts gerichteten Äste.

Fig. 9. Vierkerniger Embryosack. Die Kerne paarweise an den Enden der beiden Äste gelagert. Im Plasma des zukünftigen Antipodenendes eine Vakuole.

Fig. 10. Achtkerniger Embryosack kurz nach der Ausbildung des Eiapparates. Der den Eiapparat erzeugende Ast ist über den ursprünglichen Scheitel des Embryosackes hinausgewachsen. Die beiden Synergiden enthalten in dichtem, vakuolenfreiem Plasma scheitelwärts die kleinen Kerne. Eikern und oberer Polkern von bedeutenderer Größe und mit deutlichem Kernkörperchen. Am Antipodenende ist die Zellbildung unterblieben. Alle vier Kerne sind gleich groß, von übereinstimmender Struktur und liegen, vom Scheitel des Astes in der Regel durch eine Vakuole getrennt, in einem breiten Plasmabande.

Fig. 11 u. 11*a*. Achtkerniger Embryosack nach völliger Ausbildung des Eiapparates. Die vier Kerne des Antipodenendes dicht aneinander geschmiegt in einem Plasmagürtel. Am anderen Pole (Fig. 11) die beiden Synergiden (*s*) und der große obere Polkern (*o P*). In Fig. 11*a* die Eizelle (*e*), die sich von den Synergiden durch bedeutendere Größe und einen ebenfalls größeren, ein Kernkörperchen aufweisenden Kern auszeichnet.

Fig. 12. Oberer Teil eines Embryosackes mit den vier freien Kernen im Antipodenaste (*a k*). Eizelle (*e*) mit oberem Polkern (*o P*) im anderen Aste. Die unter der Eizelle gelegenen Synergiden sind in der Figur nicht eingezeichnet.

Fig. 13—18: Balanophora elongata Bl.

Fig. 13. Embryosackscheitel mit gut entwickelter Eizelle (*e*) und den beiden degenerierenden Synergiden. Unter der Eizelle reichliches, vakuoliges Embryosackplasma mit dem oberen Polkern (*o P*).

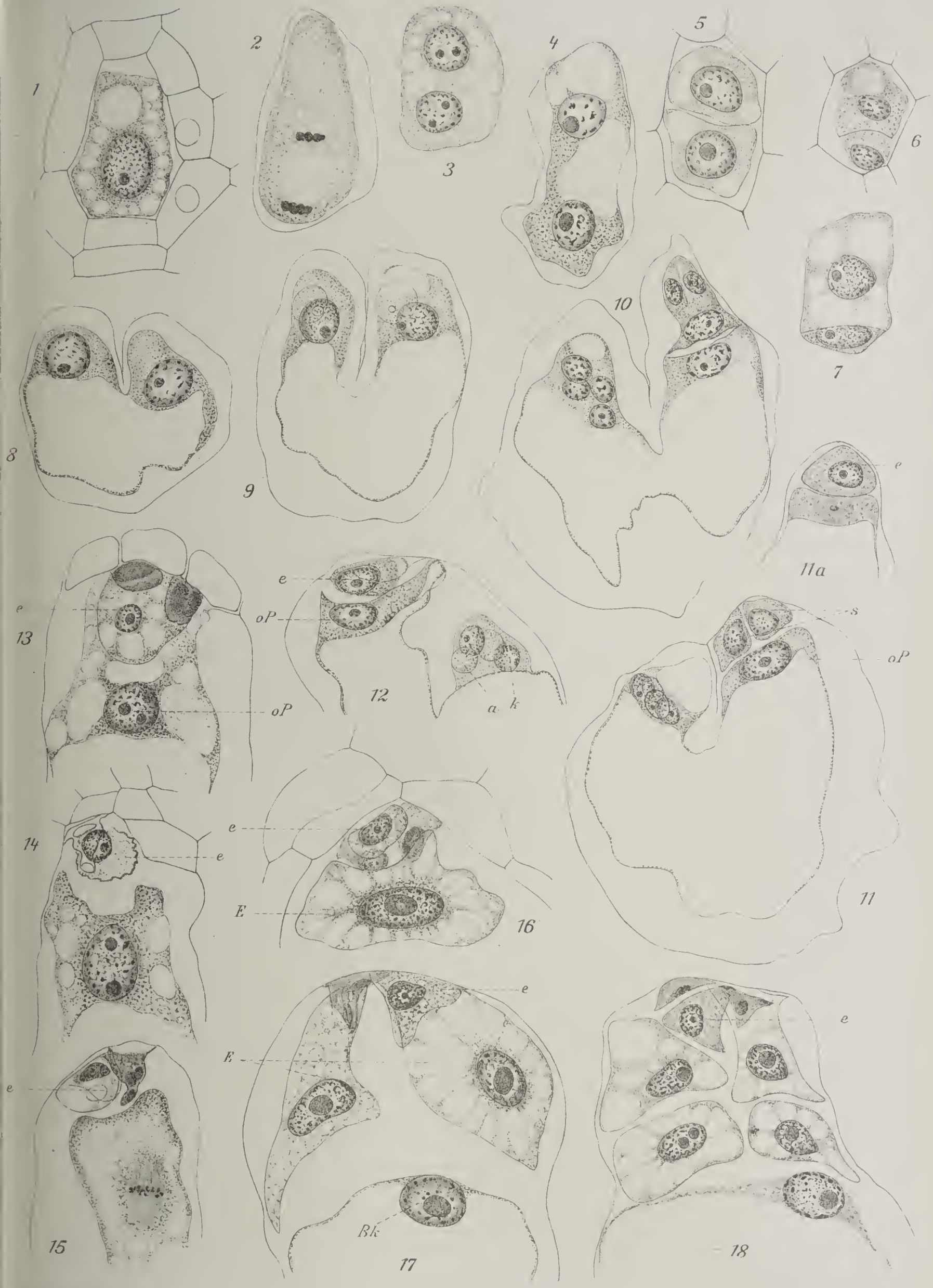
Fig. 14. Embryosackscheitel vor der ersten Teilung des oberen Polkerns. Eizelle (*e*) mit stark geschrumpftem Plasma aber deutlichem Kern mit Nukleolus. Polkern stark gewachsen, mit drei Nukleolen (in der Zeichnung davon nur zwei eingetragen), stark gefärbten Chromatinkörnern, in vakuoligem Sackplasma eingebettet.

Fig. 15. Eizelle (*e*) und Reste der beiden Synergiden. In der einen der Kern durch Fragmentation in drei Stücke zerfallen. Unter dem Eiapparat dichtes Plasma. Oberer Polkern in Teilung, ca. 16 Chromosomen.

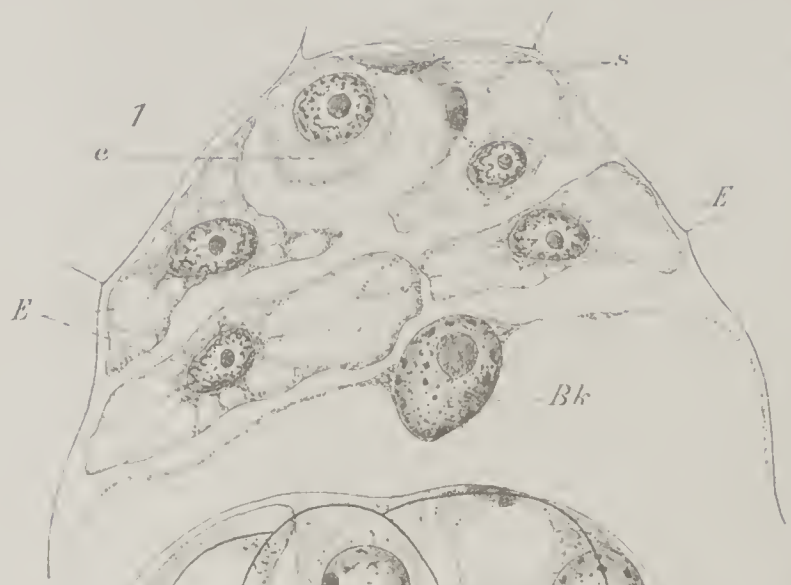
Fig. 16. Eiapparat mit degenerierenden Synergiden und erhalten bleibender Eizelle (*e*). Darunter die erste Endospermzelle (*E*) mit großem Kern und vakuolenreichem Plasma. Der kontrahierte Wandbelag der großen Basalzelle mit ihrem Kern ist in der Figur nicht eingezeichnet.

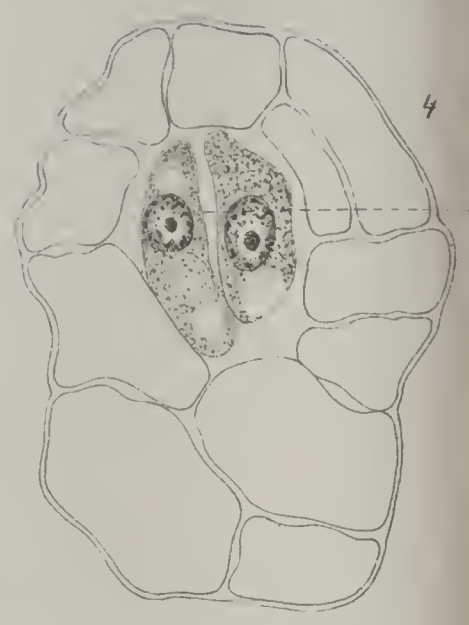
Fig. 17. Scheitel des Embryosackes nach der zweiten Endospermzellteilung. Die erste Endospermzelle ist durch eine Längsteilung in zwei nebeneinander liegende Zellen (*E*) geteilt worden. Darunter der dünne Wandbelag der Basalzelle mit großem Kern (*Bk*). Am Scheitel des Embryosackes Reste der beiden Synergiden und die Eizelle (*e*).

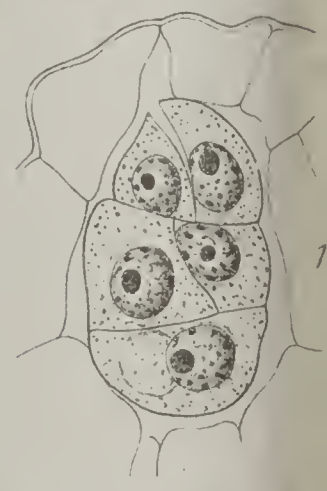
Fig. 18. Scheitel eines Embryosackes mit vier Endospermzellen, die durch den dritten Teilungsschritt entstanden sind. Darunter Kern und Stück des Wandbelages der Basalzelle. Am Scheitel selbst die Reste der Synergiden und die Eizelle (*e*), die zwischen die oberen Endospermzellen eingesenkt ist.




Verlag von Gustav Fischer in Jena.







B

A Ernst gez

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

## Taf. II.

Die Figuren 1, 2, 5, 7—9 sind mit Zeiss Apochromat 2 mm n. Ap. 1.30, Tubus 160 mm und dem Zeichenokular von Leitz gezeichnet worden. Vergr. 620:1. Die Figuren 3, 4, 6, 10 und 11 sind mit Leitz Objektiv 7 und dem Zeichenokular von Leitz gezeichnet worden. Vergr. 420:1.

Figur 1—4: Balanophora elongata Bl.

Fig. 1. Embryosackscheitel mit Embryo- und Endospermbildung. Eizelle (*e*) mit vakuoligem Plasma und großem Kern, Reste der (*s*) Synergiden zwischen den Zellen der oberen Etage des Endosperms eingesenkt. Von den je vier Zellen der beiden Endosperm-Zelletagen sind nur die zwei bei oberer Einstellung sichtbaren Zellen (*E*) gezeichnet worden. Unter der Endospermzellgruppe ein Stück des Wandbelages der großen Basalzelle mit Kern (*Bk*).

Fig. 2. Acht Endospermzellen in zwei vierzelligen Etagen. Zwischen den Zellen der oberen Etage ist bei mittlerer Einstellung die langgestreckte Keimzelle (*e*) wahrnehmbar.

Fig. 3 und 4. Vorgeschrittenere Stadien der Endospermbildung mit jungen Embryonen (*e*). Von den Endospermzellen sind nur die bei mittlerer Einstellung, gleichzeitig mit dem Embryo sichtbaren, gezeichnet worden. In Fig. 3 finden sich unmittelbar am Scheitel, in Fig. 4 unter einer obersten Endospermzelle zwei nebeneinander liegende Zellen, die durch Färbung von Plasma und Kern von den Endospermzellen verschieden sind. Sie sind entweder durch Längsteilung aus der einen Keimzelle oder durch Weiterentwicklung von zwei Zellen des Eiapparates zu Keimzellen entstanden.

Fig. 5—11: Balanophora globosa Jungh.

Fig. 5. Endospermkörper im Medianschnitt mit Keimzelle (*e*) und Wandbelag der Basalzelle. Die bis an den Scheitel des Sackes reichende Keimzelle unterscheidet sich in Struktur von Kern und Plasma von den Endospermzellen.

Fig. 6. Keimzelle zweikernig, rings von einer Schicht von Endospermzellen umschlossen.

Fig. 7. Medianschnitt durch einen Embryosack. Zweikernige, scheitelwärts freie Keimzelle (*e*) mit seitlich und basalwärts sich anschließenden Endospermzellen. Basalzelle durch das Wachstum des Endosperms schon stark zusammengedrängt, mit zwei Kernen in dem an das Endosperm anschließenden Teil des Wandbelages.

Fig. 8. Durch eine Querwand zweigeteilter Embryo, scheitelwärts bis an die Wand des Embryosackes reichend. Seitlich und gegen die Basis des Embryosackes schließen sich große Endospermzellen mit vakuoligem Plasma an.

Fig. 9. Vierkerniger Embryo inmitten des Endospermkörpers.

Fig. 10. Endosperm und Embryo aus einem fast ausgereiften Samen. Embryo ohne Suspensor, fast kugelig, von einer Endospermschicht umhüllt, durch zwei Längswände in Quadranten geteilt. Von diesen (in der Zeichnung nur zwei gezeichnet) der eine durch eine Querwand wieder in zwei Zellen geteilt. Endospermzellen mit stark vakuoligem Plasma. In diesem Eiweißkörner und der degenerierende Zellkern.

Fig. 11 *a* und *b*. Endosperm mit Embryo aus einem fast reifen Samen. Embryo aus drei zweizelligen Etagen und einer schmalen, inhaltsarmen und schon kernlos gewordenen Suspensorzelle bestehend. Die letztere reicht zwischen den Endospermzellen hindurch bis an die Oberfläche des Embryosackes. Fig. 11 *a* bei tiefer, Fig. 11 *b* bei hoher Einstellung gezeichnet.

# Studien über den Bau der Fruchtwand der Papilionaceen und die hygroskopische Bewegung der Hülsenklappen.

Von **Dr. Michael Fucskó.**

(Mit 24 Abbildungen im Text.)

Das Perikarp der Papilionaceen ist nach zwei Typen aufgebaut, welche dem höchsten und niedrigsten Grade der Differenzierung der Gewebe entsprechen. Dem niedrigsten entspricht die Balgfrucht, dem höchsten die Hülse. Zwischen beiden kann man stufenweise Übergänge finden, und die Beurteilung, zu welchem Typus man die Frucht zählen soll, ist oft schwer. Außer den Übergangsformen gibt es auch solche, die durch Modifikationsprozesse, die von der Hauptdifferenzierungsrichtung abzweigen, entstanden sind und deren Einteilung und Zugehörigkeit leicht festzustellen ist.

Die zwei Endpunkte der Differenzierung sind auch durch die Art des Öffnens bezeichnet. Das Öffnen der Balgfrucht verläuft langsamer und findet nur in einer Längslinie statt, während das Öffnen der Hülse explosionsartig vor sich geht und sie in zwei Klappen aufspringt. Um letzteres durchführen zu können, sind die verschiedenartigsten Besonderheiten zustande gekommen. —

Die Balgfrucht bildet in ihrem einfacheren Bau den Grundtypus für den komplizierteren der Hülse. In der Entwicklung ist die ältere Form die Balgfrucht, die Hülse ist nur später durch Modifikation aus der Balgfrucht entstanden.

Den Ursprung des längs der Rückennaht laufenden Gefäßbündelstranges betrachtend, finden wir, daß er sich immer nur aus einer unpaaren Zahl von kleineren Bündeln zusammensetzt, welche aus dem Gefäßbündelkreise des Fruchtstieles strahlenartig sich verzweigten [Kraus[3]) (pag. 122)]. Die Gefäßbündel laufen eine Strecke ganz selbständig und zwar in der Weise, daß das mittlere Bündel immer in der Medianebene liegt und die übrigen es an beiden Seiten in gleicher Anzahl begleiten. Nach kurzem Verlauf sind sie auch an der Basis des Perikarps dicht aneinander gedrängt, außen bilden auch die bis

dahin zerstreuten Stereomen einen zusammenhängenden einheitlichen Kreis.

Die bisher beschriebenen Vorgänge gelten sowohl für die Balgfrucht als auch die Hülse und sind für beide in gleicher Weise bezeichnend. Von der Basis hinaus zu zeigen sich aber schon Verschiedenheiten. Bei der Balgfrucht verlaufen die vereinigten Rückenbündel auch weiter oben unverändert, während bei der Hülse das unpaarige, mediane Bündel sich in der Mitte in zwei Teile spaltet, und dazwischen entsteht das Trennungsgewebe (Fig. 14 *T*), welches nach Steinbrinck's[6]) (pag. 12) Auffassung einem Markstrahle entsprechen würde.

Die Zweiteilung des medianen Bündels ist scheinbar auch beim Baststereom durchgeführt, denn beim Querschnitte erstreckt sich das zwischen den zwei Gefäßbündelästen befindliche Trennungsgewebe auch auf die Stereome. Ein tangentialer Längsschnitt derselben beweist aber deutlich, daß diese Teilung nur durch Ausbleiben der Verholzung und Verdickung der Fasern, nicht aber durch die Spaltung des Stereoms zustande gekommen ist.

Die weichen, dünnwandigen faserartigen Zellen des Stereoms zerstückeln sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung durch Querteilung in Tochterzellen, deren Wände weisen kollenchymatische Verdickungen auf.

Die Rückennaht der Hülse ist daher eine Modifikation der der Balgfrucht, an welcher aber die ursprünglichen Eigentümlichkeiten noch immer nachweisbar sind.

Innerhalb einiger Gattungen (Phaseolus) durchbricht das Trennungsgewebe nicht ganz das Baststereom der Rückennaht, sondern man sieht eigentlich nur eine hochgradige Verdünnung des Baststereoms in der Medianebene (Fig. 16 *SM*).

Die Schließfrüchte unterscheiden sich von der Balgfrucht hauptsächlich dadurch, daß sich Trennungsgewebe nicht nur auf der Rückennaht nicht bildet, sondern auch auf der Bauchnaht nicht; der Unterschied beruht daher in dem Bau der Bauchnaht. Die in gerader Zahl vorhandenen Gefäßbündel der Bauchnaht nähern sich einander und verdrängen das Trennungsgewebe, und die zwei Bogen des Baststereoms vereinigten sich zu einem einheitlichen.

Die Vereinigung der Baststereome findet schon an der Basis der Frucht statt, ein wenig früher als die Vereinigung der beiden Gefäßbündel. All dies beweist, daß das Gefäßbündel der Bauchnaht auch bei Schließfrüchten paarweise entspringt.

Aus den bisherigen Betrachtungen ist es unzweifelhaft erwiesen, daß der Aufbau des Perikarps der Papilionaceen in jedem Falle zurückzuführen ist auf die Balgfrucht. Die Differenzierung aus der Balgfrucht ist namentlich in der Richtung dem Typus der Hülse zu augenfällig.

Bevor ich aber auf die eingehende Beschreibung dieses Typus übergehe, halte ich es für notwendig, mich mit der Charakteristik der in der Fruchtwand befindlichen Gewebe zu befassen, und zwar werde ich mich hierbei ganz besonders mit den Momenten befassen, welche bei den bisherigen Untersuchungen weniger Beachtung gefunden haben.

Zwischen der äußeren und inneren Epidermis des Perikarps kann man mehrere der verschiedenen Gewebearten unterscheiden. Unmittelbar unter der äußeren Epidermis befindet sich oft dickwandiges Hypoderm oder wenn dies fehlt, mehrschichtiges Parenchym. Unter dem Parenchym befindet sich die Hartschicht, an welche sich immer die innere Epidermis anschließt, oder manchmal zuerst ein aus dünnwandigen, saftreichen Zellen bestehendes Gewebe, das sogenannte Samenpolster, und dann erst die innere Epidermis.

Unter diesen Geweben sind nur die beiden letzteren, das Samenpolster und die innere Epidermis, von dem Öffnungsmechanismus vollständig unabhängig und kommen deshalb bei der Beurteilung der Differenzierung nicht in Betracht. Dagegen drücken sämtliche übrigen Gewebe den Grad der Differenzierung aus, dem sie sich zur Vollbringung der mechanischen Arbeit beim Aufspringen verschieden modifiziert haben.

Das Samenpolster ist innerhalb der Tribus der Hedysareae, Loteae und Phaseoleae sehr verbreitet. Lestiboudois [1]) (Pl. 17, Fig. 16) erwähnt ihn schon bei Lotus, Kraus [3]) (pag. 123) bei Phaseolus, aber in die Beschreibung der Strukturverhältnisse läßt er sich nicht ein. Dieses Gewebe bilden sehr dünnwandige und gegen das Innere der Frucht gedehnte parenchymatische Zellen. Seine Dicke ist in der transversalen Ebene am größten, gegen die Nähte zu wird es stufenweise dünner. Die Samen umschließt es von jeder Seite dicht, aber zur Zeit der Reife schrumpft es zusammen, trocknet aus und bildet flockenartige Fetzen. Seine Zellen sind in gut wahrnehmbaren Reihen geordnet, welche zu der Oberfläche der Samen senkrecht stehen, und so sehen wir immer parabolische Reihen, gleichviel ob wir sie an einem Querschnitt oder an einem Längsschnitt gemäß der transversalen Ebene betrachten.

Im transversalen Längsschnitt müssen wir die Zellreihen ergänzen, damit sie vollständig seien. An jedem Samen kann man je ein parabolisches System beobachten, in dem die offenen Teile der Kurve gegen

die beiden Seiten gerichtet sind (Fig. 1). Vollständige Kurvensysteme erhalten wir nur bei einem Querschnitte durch den Teil zwischen den beiden Samen. Das Samenpolster bildet bei den in Glieder zerfallenden Früchten das Trennungsdiaphragma (Fig. 10—11 *D*).

Die Konstruktion der übrigen Gewebe des Perikarps zeigt dort, wo es mechanischer Arbeit dient, ganz oder nur teilweise mechanischen Charakter. So ist z. B. die äußere Epidermis sehr häufig sehr stark verdickt, zusammen mit der unter ihr befindlichen Hypoderma. Das Parenchym zeigt in geringstem Maße mechanischen Charakter Die Hartschicht dient nur diesem Zwecke und ihr Bau steht im engsten Zusammenhang mit der Art und Weise des Öffnens. Auf der Balgfrucht (Trifolium) kann sie auch fehlen oder ist nur in geringerem Maße ausgebildet und die Fasern sind gleichartig. Sämtliche Fasern sind ziemlich stark in Längsrichtung gedehnt, schmal und zeigen meistens isodiametrischen Querschnitt. Die Wände sind, abgesehen von den Tüpfeln, ziemlich gleichmäßig dick. Die Hartschicht der Hülse besteht, wie wir es durch die Untersuchungen von Zimmermann [10]) (pag. 566), Steinbrinck [9]) (pag. 274) und Leclerc du Sablon [13]) (pag. 56) wissen, aus nicht gleichmäßigen Fasern. Die innersten sind dünnwandig und weitlumig, mit schrägen Spalttüpfeln, deren Zahl nach außen hin zunimmt. Sie sind sehr biegsam und nicht so steif wie die äußeren, welche vielmal kürzer sind als die inneren. Von innen nach außen fortschreitend bemerken wir nicht nur eine stufenweise Verkürzung, sondern eine ebensolche Verdickung, was natürlich eine Verengerung des Zellumens zur Folge hat. Während der Querschnitt der inneren isodiametrisch ist, ist der der äußeren von der Seite stark zusammengepreßt, so daß infolgedessen die tangentialen Wände sehr dick, die radialen dagegen dünn sind. Die Anzahl der Tüpfel nimmt von innen nach außen zu. In den äußeren Reihen ist die Richtung der Tüpfeln quer.

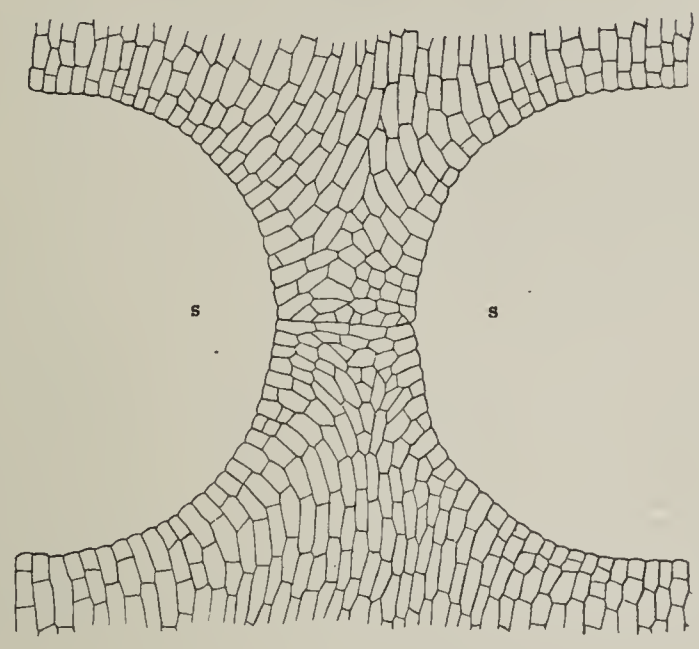



Fig. 1. Lotus siliquosus L. Transversaler Längsschnitt vom Samenpolster des Perikarps. *S* von den Samen eingenommene Stellen.

Die Hartschicht kann doppelt und einfach sein, sowohl im ersten als auch im zweiten Falle kann sie sich nach dem Typus der Balgfrucht oder Hülse ausbilden.

Den Ort des Aufspringens des Perikarps bestimmt das auf den Nähten befindliche Trennungsgewebe. Dieses kommt durch die lokalisierte Differenzierung der bisher behandelten Gewebe zustande; Teil daran nimmt also die äußere Epidermis, das Parenchym, das Baststereom des Gefäßbündels, das Parenchym des Gefäßbündels. Die Ausbildung der Hartschicht unterbleibt in der Ebene des Trennungsgewebes und aus dem Bau des letzteren kann man in jedem Falle im schon vorhinein auf die Art und Weise des Aufspringens schließen. In ihrer einfachsten Form kommt sie bei der Balgfrucht vor, wo wir bemerken, daß sie überall aus weichen, dünnwandigen, höchstens kollenchymatisch verdickten, englumigen Zellen besteht (Fig. 6—7 *T*—*T*). Bei der Hülse dagegen finden wir einen komplizierteren Bau, was mit den Modifikationen im Zusammenhange steht, die in der Periode vor der Reife vor sich gehen. Diese Modifikationen bestehen darin, daß die Wände gewisser Zellen in großem Maße dick werden und in ihrer ganzen Dicke kutinisieren; neben letzterer Erscheinung kann man auch Verholzung konstatieren, nur ist dies in den meisten Fällen schwer nachweisbar. — Leclerc du Sablon[13]), (pag. 54) betrachtet bei Spartium junceum eine derartige Modifikation als eine reine Lignifikation; es hat sich aber herausgestellt, daß die Kutinisierung auch hier gut wahrnehmbar ist. Der Ort und die Ausdehnung der Kutinisierung schwankt sehr, aber innerhalb eines Tribus ist sie oft beständig genug. An der Kutinisierung beteiligen sich beim Tribus Vicieae und hauptsächlich bei der Gattung Lotus vom Tribus Loteae, die an der Rückennaht befindliche ganze, äußere Eipidermis, ferner der Teil des Gewebes, der sich unter der äußeren Epidermis befindet und bis zur inneren Grenze der Stereomkreise reicht (Fig. 13—14 *C*). Außerdem existieren auch andere Fälle.

Die durch Kutinisierung erhärteten Zellen können infolge ihrer Elastizität nur durch hohe Spannung auseinandergerissen werden, aus welchem Grunde daher das Aufspringen der Früchte, die ein kutinisiertes Trennungsgewebe besitzen, explosionsartig verläuft. Anders verhält sich die Sache in den Fällen, in welchen das Trennungsgewebe in seinem ganzen Umfange aus weichwandigen Zellen besteht. Das Aufspringen solchen Perikarps geht langsam vor sich, denn das Zerreißen wird schon bei einer niedrigeren Spannung stattfinden und kann daher das Aufspringen eo ipso nicht explosionsartig, sondern nur langsam und stufenweise stattfinden.

Die Zellen der oben charakterisierten Gewebe des Perikarps, wie die der äußeren Epidermis, des Hypodermas, des Parenchyms, der Hartschicht und

der inneren Epidermis sind meistens in einer Richtung gestreckt, und diese Streckung kommt in den verschiedenen Geweben mehr oder weniger in gekreuzter Richtung zum Ausdruck. So kommen die sogenannten „gewebeartigen Pflanzenhäute“ zu stande [Majewszky[5]), (pag. 24)]. Die Richtung der Reihen bei der Hülse ist schon endgültig ausgebildet, denn abgesehen von wenigen Ausnahmen, finden wir überall, daß die Zellen des Epikarps in schräger Richtung nach vorn und unten gestreckt sind. Hierauf beinahe senkrecht sind die Zellen des Endokarps gedehnt und schließlich sind die Zellen des Mesokarps in Querrichtung gedehnt [Kraus[3]) (pag. 123)] (Fig. 2 *D—E*).

Diese drei Richtungen sind für die Hülse charakteristisch. Bei der Balgfrucht finden wir eine solche Regelmäßigkeit nicht; da sind die Richtungen der drei Grundschichten des Perikarps auch innerhalb der Gattungen verschieden. Als charakteristische Eigenschaft können wir hervorheben, daß die Richtung der Zellen des Meso- und Epikarps immer die gleiche ist. Das Endokarp weicht hiervon meistens ab, doch kommt es auch vor, daß die sämtlichen Zellagen in gleicher Richtung sich befinden (Fig. 2 *A*, *B*, *C* und *F*, *G*).

Die Reihen, im allgemeinen genommen, können mit der Achse der Frucht parallel oder senkrecht sein. Solche Reihen nennt man geradwinkelige, wenn sie dagegen mit der Längsachse weder parallel, noch auch mit derselben senkrecht stehen, so nennt man sie schiefwinkelige.

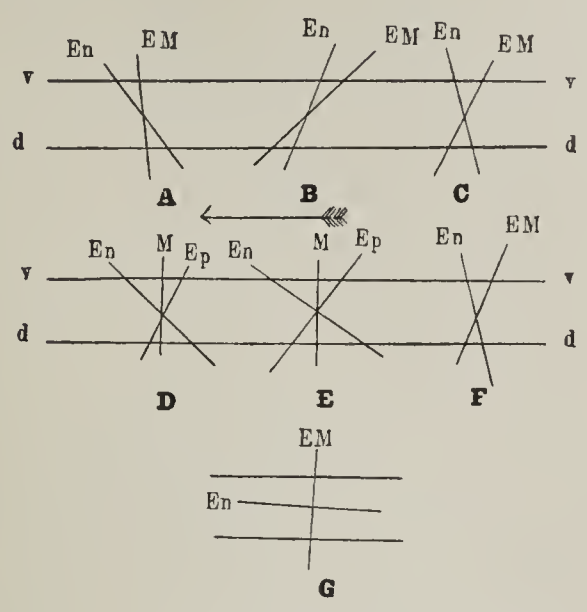



Fig. 2. Die Richtungen der Zellreihen, die sich in der Fruchtwand der Papilionaceen befinden. Der Pfeil deutet die Richtung der Fruchtspitze an. Die parallelen Linien entsprechen dem Bauch (*v—v*) und den Rückennähten (*d—d*). *A* Robinia neomexicana A. Gray; *B* Rob. Pseudacacia f. cleistogama Tuzs.; *C* Rob. Pseudacacia L.; *D* Cytisus; *E* Lathyrus; *F* Colutea arborescens L.; *G* Astragalus glycyphyllos L. *En* Endokarp, *EM* Epi-Mesokarp, *M* Mesokarp, *Ep* Epikarp.

## Entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen.

Diese Beobachtungen beziehen sich auf die Entwicklung des Samenpolsters und der Hartschicht, auf die Ausbildung der Richtung der Zellreihen und schließlich auf das Verhältnis des Wachstums des Samens und des Perikarps.

Die Entwicklung der Hartschicht betreffend hat Cave[4]) (pag. 169) bei Phaseolus multiflorus Untersuchungen vollführt. Er hat nachgewiesen, daß die Hartschicht aus der inneren Epidermis des Frucht-

knotens sich zu entwickeln anfängt. Dasselbe kann man auch bei zahlreichen anderen Gattungen beobachten.

Es wären jetzt noch diejenigen Gattungen, bei denen, wie ich erwähnt habe, sich eine doppelte Hartschicht befindet, übrig. Solche sind: Astragalus, Colutea, Spartium, Genista, Cytisus usw. Der innere und äußere Teil der Hartschicht unterscheidet sich auch darin voneinander, daß die Fasern gekreuzte Richtung haben. Die Fasern des äußeren Teiles haben mit den Zellen des Parenchyms die gleiche Richtung. Schon aus der bloßen Tatsache kann man folgern, daß die beiden Teile nicht gleichen Ursprunges sind. Der innere Teil entsteht aus der inneren Epidermis des Fruchtknotens, der äußere aus der innersten Zellschicht des Parenchyms, weshalb man auch letzteren zum Mesokarp rechnet. Beim ersteren ist der Entwicklungsgang der Fasern zentripetal, beim letzteren zentrifugal. Der Vorgang der Lignifikation ist genau derselbe.

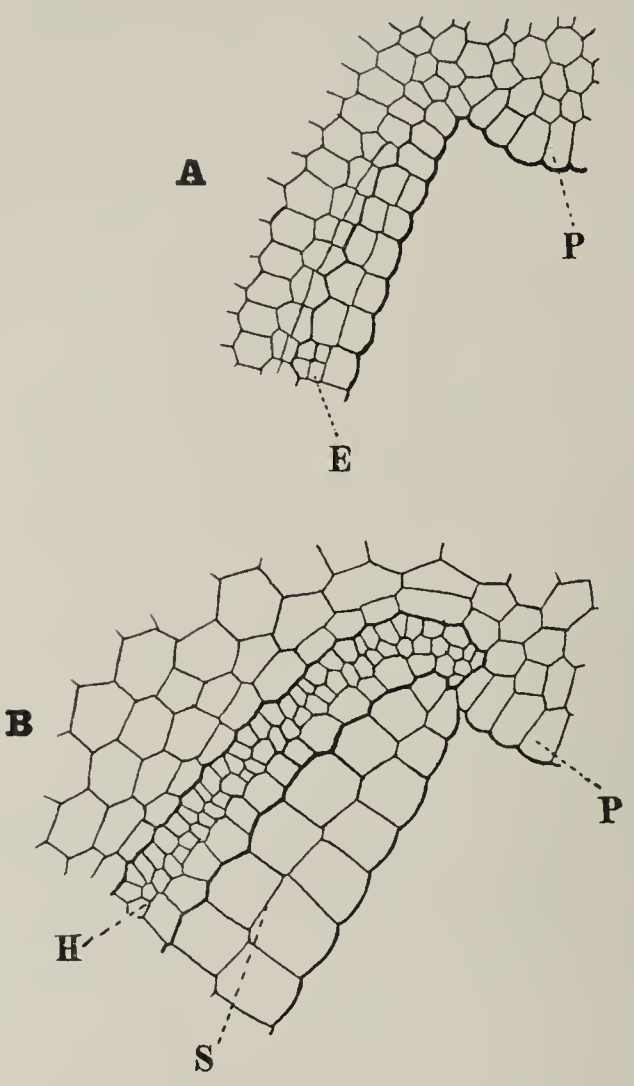



Fig. 3. Coronilla Emerus L. Entwicklung der Hartschicht und des Samenpolsters. *A* Querschnitt der Wand des Fruchtknotens: *E* in der Teilung sich begriffene innere Epidermiszellen, *P* Plazente. *B* Querschnitt des jungen Perikarps: *H* Hartschicht, *S* Samenpolster, *P* Plazente.

Zur genaueren Beschreibung der Entwicklung habe ich Coronilla Emerus gewählt, bei welcher zusammen mit der Hartschicht auch die Entwicklung des Samenpolsters in sehr demonstrativer Weise veranschaulicht werden kann (Fig. 3 *A B*).

In der Wand des Fruchtknotens kann man zur Zeit der Blüte weder die Hartschicht noch das Samenpolster finden, aber die innere Epidermis zeigt in dieser Zeit schon eine Teilung, deren Anfänge zurückgreifen können auf den Zustand der Blüten vor dem Aufblühen. Die Teilung fängt in der Mitte zur rechten und linken Seite des Carpells an und verbreitet sich von hier aus stufenweise in die Gegend der Nähte, nur auf der Oberfläche der Plazenta bleiben die inneren Epidermiszellen ungeteilt.

Jede Epidermiszelle teilt sich zuerst durch eine tangentiale Wand in zwei Teile. Die äußeren Tochterzellen werden zu Mutterzellen der

Fasern dadurch, daß neuerdings Teilungen in tangentialer und radialer Richtung stattfinden und so viele englumige Zellen entstehen, welche von außen nach innen zu sich bilden. Demnach sind die ältesten Fasern die äußersten, während wir die jüngsten am inneren Rande treffen. Auch die Verholzung der Fasern ist zentripetal.

Die innere Tochterzelle der geteilten Epidermiszelle wird die Mutterzelle der Samenpolsterzellen; durch schnelles Wachstum und tangentiale Teilung wird das Samenpolster schnell dick (Fig. 3 *B*); es dringt bis zu den sich entwickelnden Samen vor und in die Zwischenräume von beiden Seiten ein, wächst in der Mitte zusammen und hüllt die Samen ganz ein (Fig. 1 *S*).

Bei den Früchten ohne Samenpolster wird aus der inneren Tochterzelle der Epidermiszelle ohne tangentiale Teilung die innere Epidermis der Fruchtwand. Im Verlaufe des Wachstums des Perikarps wird es sich natürlich noch teilen, aber diese Teilung geschieht nur in radialer Richtung.

Die Richtung der Zellreihen des fertigen Perikarps ist, wie Kraus[5]) (pag. 122), die Fasern betreffend, bemerkt, schon in der Wand des Fruchtknotens vorgebildet. Meine diesbezüglichen Untersuchungen beziehen sich nur auf die Hülse. Die Richtung der Fasern ist durch die schräge Stellung der inneren Epidermiszellen des Fruchtknotens angedeutet, welche Richtung indessen, wie meine Messungen beweisen, noch nicht identisch ist mit der der Fasern der reifen Frucht (Fig. 4 *A*). So habe ich z. B. bei Vicia striata gefunden, daß diese schräge Richtung einen viel kleineren Winkel zeigt, als wir bei den Fasern beobachten. Wenn wir ein noch früheres Stadium untersuchen, wird die Abweichung noch größer sein. Dieselbe gleichartige Abweichung kann man bei der schrägen Richtung der äußeren Epidermiszellen beobachten (Fig. 4 *C*).

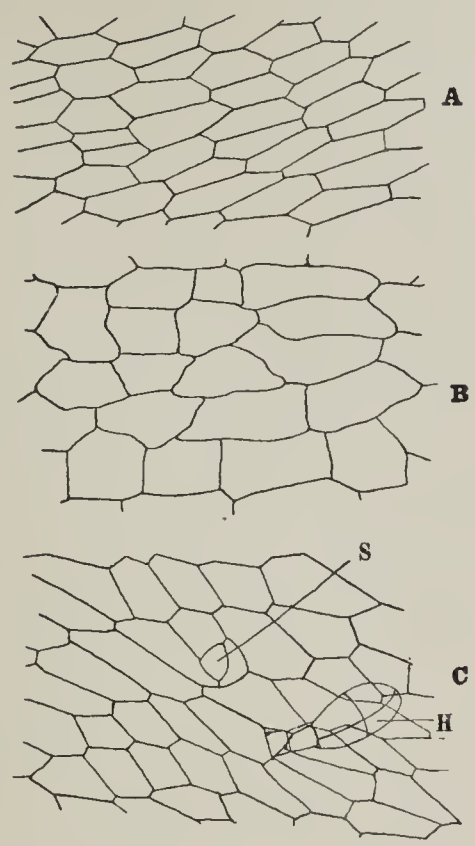



Fig. 4. Vicia striata M. B. *A* Innere Epidermis, *B* das Parenchym, *C* äußere Epidermis des Fruchtknotens; letztere mit einem Drüsenhaare (*H*) und einer Spaltöffnungsmutterzelle (*S*). — Flächenansicht. (Fruchtknotenspitze nach rechts.)

Die Schräge erleidet daher im Verlaufe der Entwicklung eine Veränderung. Das Wesen derselben beruht darauf, daß in Verbindung mit dem Wachstum des Perikarps in sagittaler Richtung die Fasern und die äußeren Epidermiszellen stufenweise eine immer steilere Stellung

einnehmen. Das Parenchym der Fruchtwand besteht aus quergedehnten Zellen, während dies Gewebe in der Wand des Fruchtknotens noch aus längsgedehnten Zellen bestand (Fig. 4 *B*). Die in Querrichtung entstandene Dehnung tritt nur durch eine spätere Teilung ein.

Die Entwicklung der Samen hält nicht Schritt mit dem schnellen Wachstum des Perikarps, so daß in der der Befruchtung folgenden Periode die Entwicklung des Perikarps dominiert. Das schnelle Wachsen der Samen beginnt nur, wenn die Ausbildung und das Wachstum des Perikarps aufhört oder wenigstens abnimmt und wenn der Verholzungsprozeß der Fasern beginnt. Die wachsenden Samen quellen das im Anfang stark geflachte Perikarp stufenweise auf. Zur Charakterisierung dieses Vorganges finden wir sehr geeignete Beispiele bei den Hülsenfrüchten. Die Hülse von Vicia und Lathyrus beendet kurze Zeit nach der Befruchtung das Wachsen in Längs- und Sagittalrichtung, währenddessen die kaum sichtbar sich entwickelnden Samen infolge des stufenweisen Wachtums des Funiculus sich von der Bauchnaht in einemfort entfernen und so ständig ungefähr der Mittelachse der Hülse entlang zu finden sind, so daß sie sich von den beiden Nähten in gleicher Entfernung befinden. Bei Abnehmen des Wachsens der Fruchtwand und auch während das Verholzen der Fasern beginnt, ist die Hülse so stark zusammengedrückt, daß die beiden Seiten sich, ausgenommen die von den Samen eingenommenen Stellen, der Medianebene entlang enge berühren (Fig. 5 *A*).

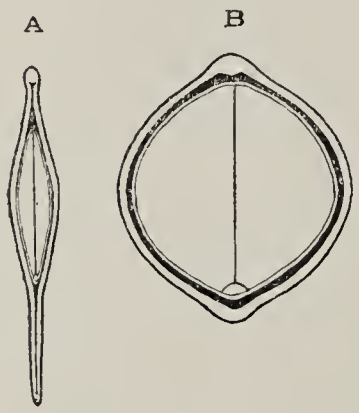



Fig. 5. Querschnitt der Fruchtwand einer Vicie. *A* die junge und *B* die reife Hülse.

Im Verlaufe der Wachstumsperiode der Samen wird die Berührung der beiden Seiten stufenweise immer kleiner und schließlich hört sie ganz auf, aber noch während des Wachstums des Samens.

Das Resultat des bisherigen, besonders aber des weiteren Wachstums ist, daß die im Anfange stark flache Frucht an den Seiten immer mehr und mehr sich herauswölbt und zur Zeit der Reife beinahe isodiametrischen Querschnitt zeigt. Eine derartige Änderung der Frucht kann auch so bezeichnet werden, daß während des Wachsens der Samen die sagittale Achse der Hülse fortwährend kürzer wird, die transversale dagegen immer stufenweise wächst (Fig. 5 *B*). Die longitudinale Achse bleibt sozusagen unverändert.

Die Hülse von Cytisus, Spartium und zahlreichen Genista-Arten bleibt immer flach, denn die Samen sind klein und stark zusammengedrückt.

## Spezielle anatomische Untersuchungen.

### A. Balgfrucht.

In die Gruppe der Balgfrucht gehören morphologisch sehr verschiedene Fruchtformen. Ihre Zusammengehörigkeit ist durch die Gleichheit der Hauptpunkte der anatomischen Verhältnisse sowie durch den geringen Grad der Gewebedifferenzierungen begründet.

Die äußere Epidermis besteht größtenteils aus dünnwandigen, gestreckten, hier und da isodiametrischen flachen Zellen. Auch die Parenchymzellen sind größtenteils gestreckt. Die Hartschicht fehlt (Trifolium) oder ist im allgemeinen nur schwach entwickelt; ihre Fasern zeigen meistens isodiametrischen Querschnitt, dünn, langgestreckt und meistens mit wenigen Tüpfeln, in jeder Richtung gleichmäßig dickwandig, so daß die Gestalt ihrer Zellumen dieselbe ist wie die der Fasern. Die Hartschicht besteht aus ein bis zwei, selten aus mehr Zellreihen, und die Fasern der aufeinander befindlichen Lagen unterscheiden sich nicht voneinander. Die Richtung der Gewebselementereihen zeigt große Mannigfaltigkeit; diese Reihen können geradwinkelig oder in verschiedenster Weise und Größe schrägwinkelig sein. Im einfachsten Falle (Trifolium, Adesmia) haben die Zellreihen sämtlicher Fruchtgewebe die gleiche Richtung, aber am meisten tritt der Fall ein, daß sich die Zellreihen in zwei Richtungen anordnen. Beim letzteren ist die Regel ohne Ausnahme, daß die Richtung der Zellreihen des Epi- und Mesokarps übereinstimmt. Trennungsgewebe kommt nur an der Bauchnaht vor und es ist dafür charakteristisch, daß es in seinem ganzen Umfange weich und dünnwandig ist, höchstens kollenchymatisch verdickt (Fig. 6—7 *T—T*). Auf der Übergangsstufe zur Hülse besitzt auch die Rückennaht Trennungsgewebe (Robinia, einige Arten von Astragalus). Aber von den übrigen Eigenschaften kann man auch auf dieser Übergangsstufe eine für die Balgfrucht bezeichnende Gewebedifferenzierung erkennen. Zu dem Balgfruchttypus sind auch die Schließfrüchte zu zählen, bei welchen die Gewebedifferenzierung nur insoweit von der normalen Balgfrucht abweicht, als das Trennungsgewebe sich bei der Bauchnaht nicht bildet.

Das Prinzip, nach welchem die Einteilung geschieht, bietet sich einem von selbst dar, wenn man das Aufspringen der Frucht in Betracht zieht. Auf dieser Grundlage kann man zwei Untergruppen unterscheiden: 1. die aufspringende Balgfrucht (dies ist die wirkliche) und 2. die geschlossene Balgfrucht.

## I. Aufspringende Balgfrucht.

### a) Aufspringende Balgfrucht mit geradwinkeligen Zellreihen.

Die hierher gehörigen Gattungen charakterisieren die einfachsten Verhältnisse, und zwar fehlt bei Trifolium die Hartschicht noch vollständig. Bei Melilotus unterbleibt die Lignifikation der Fasern der Hartschicht, bei Trigonella ist sie nur stellenweise durchgeführt.

Die Fasern der Hartschicht sind in der Längsachse gestreckt, das Parenchym und die äußere Epidermis bildet quergerichtete Zellreihen. Bei einigen Arten der Trigonella bilden sich die Zellreihen einigermaßen schiefwinkelig aus, aber die rechtwinkelige Lage zueinander bleibt deswegen bestehen.

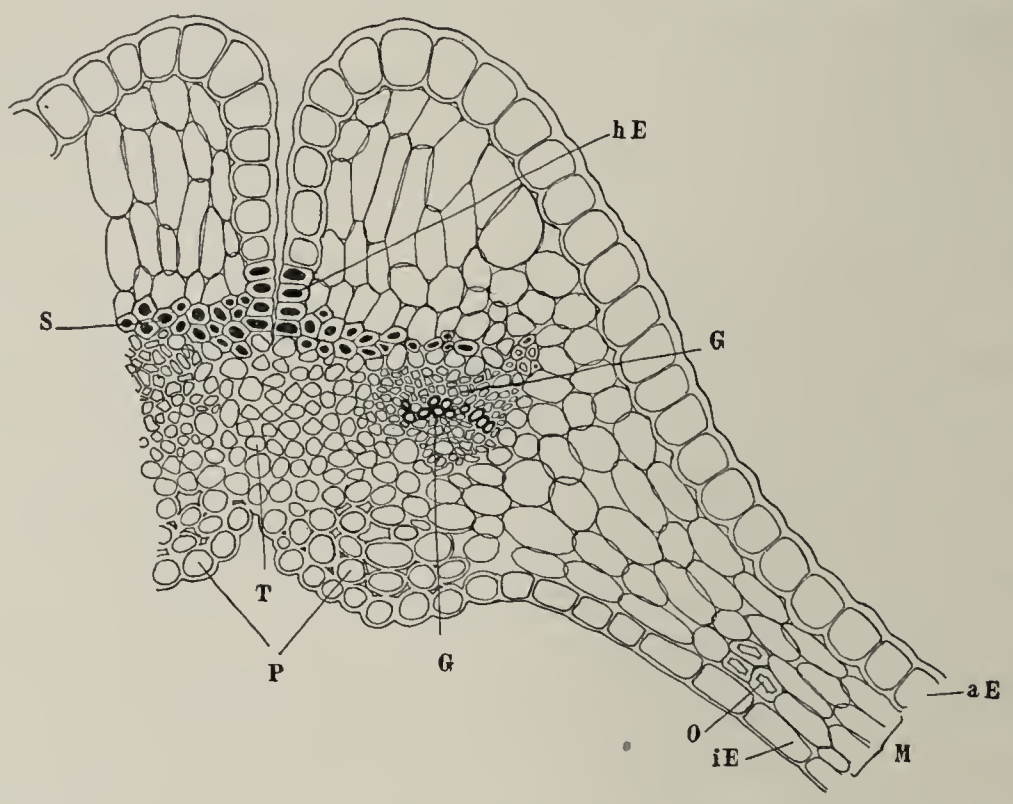



Fig. 6. Trifolium fragiferum L. Querschnitt durch die Bauchnaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe, *aE* äußere, *iE* innere Epidermis, *M* Mesokarp, *O* dickwandige Zellen mit Kalkoxalat-Kristallen; *G* Gefäßbündel der Bauchnaht, *S* Stereom der Gefäßbündel, *hE* verholzte äußere Epidermiszellen, *P* Plazente.

Die Vertreter dieser Gruppe gehören in den Tribus der Trifolieae (Trifolium, Melilotus, Medicago, Trigonella).

Das Perikarp von Trifolium ist das einfachste. Eine Hartschicht bildet sich nicht. Bei einigen ist auch das Parenchym so stark reduziert, daß den dominierenden Teil der Fruchtwand die äußere und innere Epidermis bildet. Es ist zwar wahr, daß in der Wand des Fruchtknotens das Mesokarp immer aus drei bis vier gut wahrnehmbaren Lagen besteht, aber im Verlaufe des Wachstums hält die Teilung und das Wachstum dieser Zellen bei Trifolium pratense, Tr. alpestre, Tr. rubens nicht Schritt mit dem Wachstum der Fruchtwand. Dadurch isolieren sich die Zellen voneinander und die ursprünglich übereinander befindlichen Zellen gelangen nebeneinander. Sämtliche Zellschichten bestehen aus Zellen, die in Querrichtung gedehnt sind, aber in vielen Fällen verändert die wellenförmige Grenzlinie der Zellen die Richtung der größten Ausdehnung. Besonders finden wir dies bei den Zellen

des Mesokarps, welche sich oft zu einem „Sternparenchym“ entwickeln. Bei den Zellen der inneren Epidermis kann man in den meisten Fällen die größte Ausdehnung in Querrichtung erkennen.

Die eingehende Beschreibung der interessanten anatomischen Verhältnisse, die bei einzelnen Arten vorkommen, werde ich übergehen, denn in einer früheren Abhandlung habe ich dies an 11 in Ungarn einheimischen Arten getan, und ich will nur diejenigen Eigentümlichkeiten hervorheben, die infolge ihres allgemeineren Wertes für das Grundprinzip der Einteilung von Bedeutung sind.

So hebe ich besonders hervor, daß das Nichtbestreben der Fruchtwand, an dem Aufspringen aktiv teilzunehmen, im Fehlen der mechanischen Elemente seinen Grund hat. Das Aufspringen kann jedoch an der Bauchnaht passiv vor sich gehen, denn das Trennungsgewebe ist gut ausgebildet und besteht in seinem ganzen Umfang aus weichwandigem Kollenchym (Fig. 6).

Die Verhärtung der Fruchtwand kann nur hier und da beobachtet werden infolge der Verholzung der Epidermiszellen an der Spitze. Einen solchen Fall erwähnt auch Nobbe[15]) (pag. 55) bei Trifolium pratense.

Melilotus betreffend können wir nichts Neues sagen, wir können nur soviel bemerken, daß die Fasern der Hartschicht sich zwar gebildet haben, aber noch nicht verholzt sind. Die Richtung der Fasern ist parallel mit der Längsachse. Die äußeren Epidermiszellen des Parenchyms sind indessen in Querrichtung gestreckt. Die Konstruktion des Trennungsgewebes ist von gleichem Typus wie bei Trifolium.

Diese Daten beziehen sich auf Melilotus albus Desr. und auf M. officinalis L.

Die Gattung Trigonella weicht, soweit die Erfahrungen reichen, die man bei den untersuchten Arten erworben hat, von den allgemeinen Typus wesentlich nicht ab. Bei Trigonella coerulea (L.) Sér. und Tr. foenum graecum L. ist die Verholzung der Hartschicht unter den Adern ausgeblieben [Leclerc du Sablon[15]) (pag. 59)]. Die Richtung der Zellreihen ist übereinstimmend mit der von Melilotus. Die Bauchnaht ist auch hier, wie bei den vorhergehenden, durch eine starke Einschnürung bezeichnet. Das Trennungsgewebe umgibt von zwei Seiten bis zur Epidermis die zwei Baststereomen, welche sich dort von zwei Seiten an die verholzten Epidermiszellen anschließen. Die Trigonella radiata (L.) Boiss. und Tr. corniculata L. weichen insofern von den bisherigen ab, als die Hartschicht in ihrem ganzen Umfang verholzt ist und die Richtung der Zellreihen eine schiefwinkelige ist.

Medicago. Die Untersuchungen von Leclerc du Sablon[13] (pag. 58) und Majewszky[5] (pag. 26) zeigen, daß die Hartschicht aus längsgerichteten Zellreihen, das Parenchym und die äußere Epidermis aus quergerichteten besteht. Zum Typus der aufspringenden Balgfrucht kann indessen doch nur Medicago falcata gezählt werden, denn das Aufspringen an der Bauchnaht geschieht nur bei dieser regelmäßig. Bei den übrigen erleidet die Bauchnaht eine Modifikation und das Aufspringen geschieht entweder überhaupt nicht oder nur auf der Rückennaht.

b) Aufspringende Balgfrucht mit schiefwinkeligen Zellreihen.

Die Vertreter dieser Gruppe gehören dem Galageae-Tribus an, bilden indessen ziemlich voneinander abgesonderte Gruppen, deren Zusammenfassung auf Grund von Übereinstimmung mehrerer, für die Balgfrucht charakteristischer anatomischer Eigentümlichkeiten geschehen ist. Sie zeigen auch solche Eigenschaften, die auf einen Übergang zur Hülse weisen, so (bei Robinia und Astragalus) das Auftreten des Trennungsgewebes auf der Rückennaht, welches aber immer nur aus weichwandigen Zellen besteht, was aber für den Balgfruchtypus charakteristisch ist. Die größten Schwankungen zeigen sich in der Richtung der Zellreihen, welche nicht nur bei Gattungen, sondern auch, wie wir bei Robinia sehen werden, auch bei Arten sehr schwankend ist.

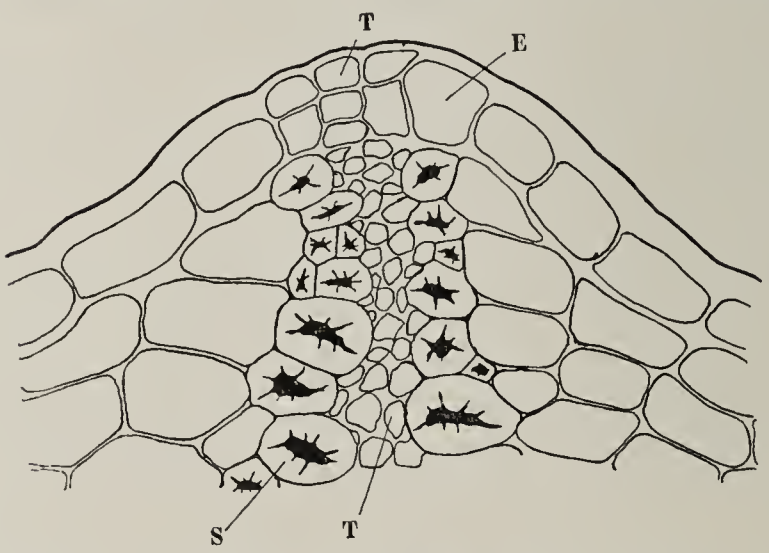



Fig. 7. Astragalus Asper Wulf. Querschnitt durch die Bauchnaht. *E* äußere Epidermis, *T*—*T* Trennungsgewebe, *S* Stereom der Gefäßbündel.

Die hierher gehörigen Gattungen sind: Galega, Glycyrrhiza, Robinia, Colutea, Astragalus (Fig. 7).

Die Hartschicht ist entweder einfach oder doppelt und so können wir zwei kleinere Gruppen unterscheiden:

1. Balgfrucht mit einfacher Hartschicht.

Unter dieser ist eine Art von Galega, und zwar Galega officinalis L. nach dem Typus der Trigonella ausgebildet, eine andere Art indessen (Galega orientalis) ist schon insofern typisch schiefwinkelig, als die Lage der Reihen zueinander rechtwinkelig ist, daneben aber die Fasern von der Längsrichtung ein wenig vorwärts und nach unten,

das Parenchym und die äußeren Epidermiszellen aber schwach vorwärts nach oben gerichtet sind. Die Richtung der Zellreihen der Glycyrrhiza ist auf Fig. 2 zu sehen.

Eingehender müssen wir uns mit dem Perikarp der Robinia befassen. Die Richtung der Zellreihen der Gewebe war bisher wenigstens innerhalb einer Gattung ständig, hier aber wechseln sie nicht nur innerhalb derselben, sondern innerhalb einer Art zeigen sich Abweichungen.

Die Robinia Pseudacacia L., Robinia Pseudacacia f. cleistogama Tuzson und Robinia neomexicana Gray zeigen alle ebenso viele abweichende Verhältnisse in bezug auf Richtung, und es ist charakteristisch, daß auch die Lage der Reihen zueinander schiefwinkelig geworden ist. Anatomische Charakteristik ist die folgende: Die äußere Epidermis besteht aus gestreckten, abgeflachten, mit dicker Kutikula bedeckten dickwandigen Zellen von unbestimmter Gestalt. Die Kutikula bildet an der Grenze der Zellen, namentlich in der Nähe der Nähte, Einschnürungen, wodurch die Oberfläche faltig wird. Die Parenchymzellen sind stark gestreckt, wellenförmig gekrümmt und nach innen zu werden sie kürzer. Die Nachbarzellen der Hartschicht verholzen teilweise oder in ihrem ganzen Umfange. Von den verholzten Zellen nach außen befinden sich in Längsrichtung gestreckte typische Sekretbehälter, ferner häuft sich auf der inneren Seite der Baststereombogen und im Gefäßbündelparenchym in langgestreckten Zellen und oft auch in der Fruchthöhle viel Sekret an.

Die Hartschicht besteht aus flachen Fasern, die in mehreren übereinander befindlichen Schichten angeordnet sind und isodiametrischen Querschnitt zeigen. Auf der Hartschicht befinden sich die mehr oder weniger isodiametrischen dünnwandigen Zellen der inneren Epidermis.

Die Gefäßbündel sind, namentlich an der Rückennaht, sehr stark entwickelt, auch ihr Stereom ist überaus stark. Der äußere Rand der proximalen Enden der Bauchnahtstereomen ragt auch in den breiten Rand an der Naht hinein und geht dicht unter der Epidermis in teilweise verholztes, teilweise kutinisiertes Kollenchym über. Dieser vorragende Teil des Stereoms besteht teilweise aus Fasern, aber größtenteils aus „Makrosklereiden“. Das Rückennahtstereom ist halbkreisförmig und in der Mitte teilt es ein ziemlich schmales Trennungsgewebe in zwei Teile, welches aus engen, kollenchymatisch verdickten Zellen besteht. Dieses ersetzt sozusagen das infolge Kutinisierung nur spät zerreißende Trennungsgewebe der Bauchnaht.

Das Auftreten des Trennungsgewebes an der Rückennaht weist auf den Übergang zur Hülse hin. Das Trennungsgewebe an der

Rückennaht besteht nur aus weichwandigen Elementen, weshalb auch das Aufspringen der Frucht in jedem Falle auf der Rückenseite anfängt; die Bauchnaht halten die erwähnten harten Gewebe lange geschlossen.

Robinia Pseudacacia L. Die Zellreihen des Epi- und Mesokarps neigen sich von der Bauchnaht oberwärts steil nach vorne, die Fasern ebenfalls steil, aber nach rückwärts (Fig. 2 *C.*). Der Rand der Bauchnaht ist 1,5—1,7 mm breit. Die Fasern werden nach innen stufenweise weiter.

Robinia Pseudacacia f. cleistogama Tuzson. Von dem Grundtypus unterscheidet sie sich nicht nur morphologisch, sondern auch anatomisch. Von der Seite gesehen wird das apikale Ende breiter und die Basis plötzlich schmäler, was dadurch bedingt wird, daß nur die in der Nähe der Spitze befindlichen 1—2 Samenknospen des Fruchtknotens befruchtet werden [Tuzson[20]) (pag. 6)] und sich zum Samen entwickeln. Der äußere Rand der Bauchnaht ist 2,5 mm breit. Auch in der Richtung der Zellreihen besteht ein großer Unterschied, was namentlich bei der Hartschicht leicht festgestellt werden kann, wenn wir die Klappen mit freier Hand zu spalten versuchen. Die Spaltung wird in der Richtung der Fasern stattfinden. Dieses Verfahren ist nicht nur in diesem Falle, sondern auch in anderen Fällen sehr geeignet, die Richtung der Fasern festzustellen. Die Zellreihen des Epi- und Mesokarps neigen sich von der Bauchnaht aus vorwärts nach unten zu, die Fasern auch in derselben Weise, aber nur steiler (Fig. 2 *B.*).

Die Abweichung von dem Grundtypus zeigt sich in augenfälligster Weise in der Richtung der Fasern.

Es ist der Gedanke aufgetaucht, ob wohl nicht die eigentümliche Gestalt der Frucht diese Veränderung der Richtung der Fasern bedingt habe. Zu diesem Zwecke habe ich vergleichende Untersuchungen an ein- bis zweisamigen Früchten des Grundtypus angestellt, welche genau dieselbe Gestalt besitzen wie die Früchte dieser kleistogamen Form und deren Gestalt auch durch ebendenselben Grund bedingt ist. Aus diesen Vergleichen hat es sich herausgestellt, daß die äußere Gestalt von gar keinem Einfluß auf die Gestaltung der Strukturverhältnisse ist und daher die von dem Grundtypus abweichende Richtung der Anordnung der Gewebselemente eine ursprüngliche Eigenschaft der R. Pseudacacia f. cleistogama ist.

Auch andere Abweichungen finden wir. So führen die Seitenwände der äußeren Epidermis und die Wände der Parenchymzellen

Tüpfel als Verdickung. Außerdem besitzen die Fasern ein nach innen zu stufenweise sich verengerndes Lumen und dickere Wand; ferner bilden die sich von außen an sie schließenden Sklereiden eine, ja an einigen Punkten sogar zwei vollständige Schichten und sind, wie die Parenchymzellen, hin und her gekrümmt. Die Abweichung von dem Grundtypus ist so auffallend groß, daß man R. Pseudacacia f. cleistogama Tuzson nur vom karpologischen Standpunkt aus als eine selbständige Art betrachten könnte.

Die Zellreihen des Perikarps der Robinia neomexicana A. Gray neigen sich in der äußeren Epidermis und im Parenchym, von der Rückennaht aufwärts, steil nach vorne, in der Hartschicht dagegen, ebenfalls von hier aus gerechnet, gleichfalls nach vorne, aber nicht so steil (Fig. 2 *A*).

### 2. Balgfrucht mit doppelter Hartschicht.

Die Hartschicht ist doppelt. Ihr innerer Teil gehört zum Endokarp, ihr äußerer zum Mesokarp. Hierher gehören Colutea und Astragalus.

Die Richtung der Streckung der Zellen kann auf Fig. 2 (*F, G*) beobachtet werden. Bei Astragalus muß noch besonders bemerkt werden, daß sich das Trennungsgewebe manchmal auf der Rückennaht bildet. Die Daten Majewszky's[5]) (pag. 25), die sich auf die Richtung der Fasern beziehen, sind nicht richtig, das Aufspringen bewirkt bei einigen Arten, Astragalus Cicer L., eine vollständige Zweiteilung des Perikarps, aber es gibt auch Arten, deren Perikarp nicht aufspringt [Ginsbourg[23])].

## II. Geschlossene Balgfrucht.

Das Trennungsgewebe fehlt an beiden Nähten. Die Gewebe der Fruchtwände der untersuchten Gattungen bestehen alle aus geradwinkeligen Zellreihen. Zwei kleinere Unterordnungen kann man unterscheiden, und zwar: einsamige und in Glieder zerfallende geschlossene Balgfrucht.

### a) Einsamige geschlossene Balgfrucht.

Bei Amorpha zu finden.

### b) In Glieder zerfallende geschlossene Balgfrucht.

Die Vertreter dieser Gruppe gehören größtenteils zum Tribus der Hedysareae. Das Zerfallen in Glieder beruht entweder auf einer struktiven Modifikation in Verbindung mit der Entwicklung des Samenpolsters oder auf anderen Ausbildungsverhältnissen des Perikarps.

Das letztere ist der Fall bei Patagonium muricatum Jaq. Das Exo- und Mesokarpium besteht aus unregelmäßigen isodiametrischen Zellen und so kann die Richtung der Zellreihen nicht festgestellt werden. Die Elemente des Endokarps, und zwar sowohl die Fasern als auch die inneren Epidermiszellen, sind in Querrichtung gestreckt. Die Einschnürung zwischen den Samen erstreckt sich nicht auf die Gegend der Bauchnaht, und so müssen sich die abtrennenden Glieder nicht nur voneinander, sondern auch von der Bauchnaht, jedes für sich, abgliedern. Die Gliederung an der Bauchnaht ist möglich durch die Struktur des Bauchnahtstereoms (Fig. 9 *S*). Letzteres ist mächtig

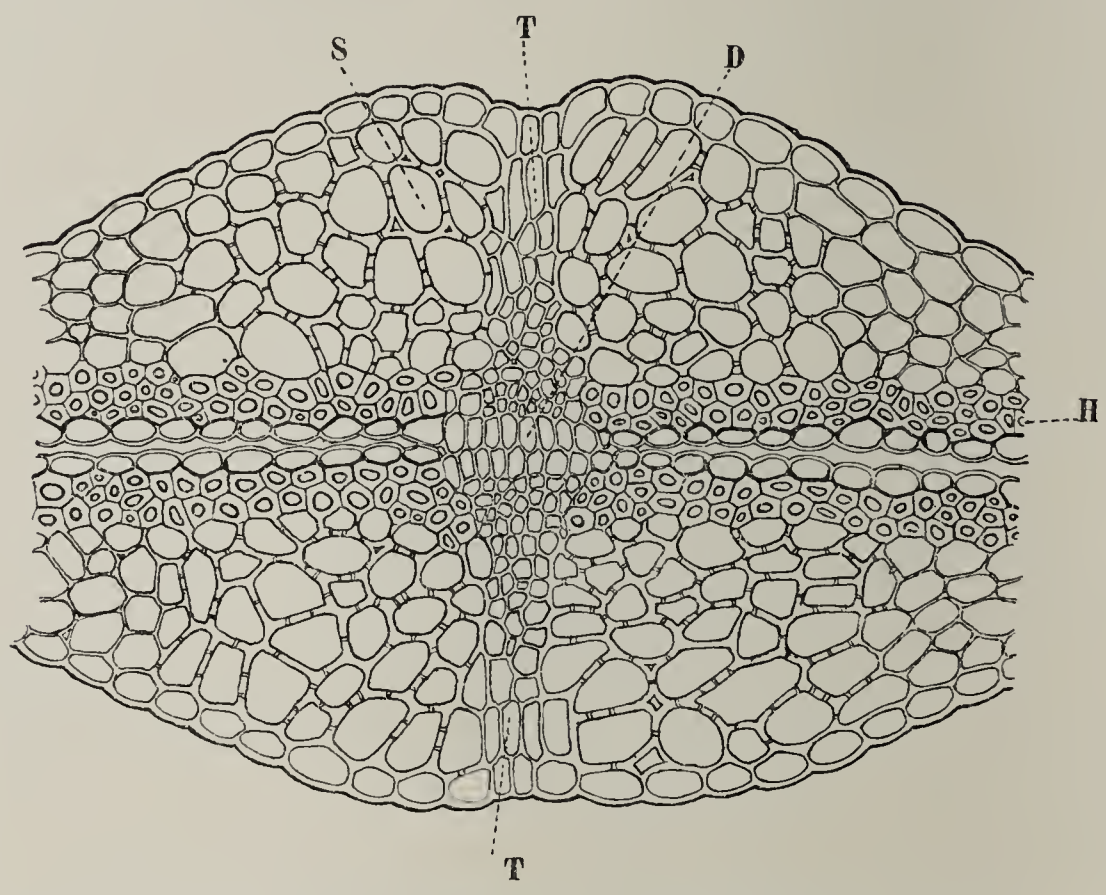



Fig. 8. Patagonium muricatum Jacq. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *T—T* Trennungsgewebe, *D* Diaphragma, *H* Hartschicht, *S* Sklereiden.

entwickelt und geschlossen, seine Dicke ist am größten längs der Medianebene, von hier wird es nach der Seite stufenweise immer dünner; sowie es aber auf eine Zellage verschmälert ist, krümmen sich ihre beiden Ränder plötzlich nach innen zu und verdicken sich ganz gehörig.

Über der Verdünnung des Stereoms von zwei Seiten kann man auf der äußeren Epidermis eine kleine Einschnürung beobachten, und die durch diese Einschnürung gelegte Ebene gibt die Stelle der längs der Bauchnaht stattfindenden Abtrennungsebene (Fig. 9 *T—T*).

An der Quergliederung nimmt die Rückennaht teil, die Bauchnaht nicht. In der Gliederungsebene sind nur weiche Elemente (Fig. 8 *T—T*),

und zwar das Diafragma (*D*), das durch Zusammenwachsen der einander gegenüberliegenden inneren Epidermiszellen entstanden ist, in der Zone der Fasern die weich gebliebenen Fasern, ferner in der Parenchymzone die in transversaler Richtung gestreckten, dünnwandigen Parenchymzellen und ganz außen einige verengerte, äußere Epidermiszellen. Dieses weiche Trennungsgewebe ist umgeben von beiden Seiten verholzter Gewebe, und zwar der Hartschicht (Fig. 8 *H*) und den Sklereiden (Fig. 8 *S*), welche aus den stark angewachsenen Zellen des Parenchyms entstanden sind und sich unmittelbar längs der Gliederungsebene bis an die äußere Epidermis erstrecken.

Der Prozeß des Zerfallens in Glieder ist folgender:

Infolge Austrocknens krümmt sich das Bauchnahtstereom ein wenig nach außen, worauf sich die Glieder in Querrichtung voneinander zerreißen und bald, nach noch einer weiteren Krümmung, die voneinander getrennten Glieder vom Bauchnahtstereom in der Ebene „*T*—*T*“ abscheiden (Fig. 9).

Die Glieder bleiben nicht geschlossen, denn das die Ränder zusammenhaltende und zwischen den Bauchnahtgefäßbündeln befindliche weiche Gewebe zerreißt leicht, nur längs der Rückennahtlinie befindet sich verholztes, zusammenhaltendes Gewebe (Rückennahtstereom). Aber in der mittleren Ebene verdünnt es sich sehr und verhindert so nicht das Zerreißen längs der Rückennaht. Die Samen fallen daher aus den abgegliederten Teilen heraus.

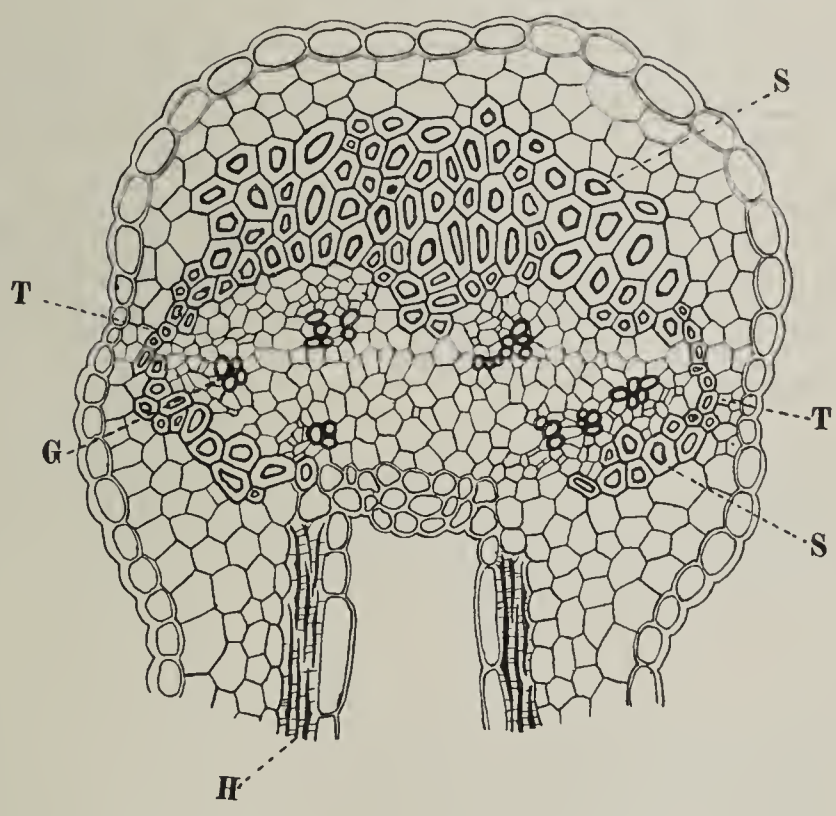



Fig. 9. Patagonium muricatum Jacq. Querschnitt durch die Bauchnaht des Perikarps. *S* Stereom der Gefäßbündel, *G* Gefäßbündel, *T*—*T* Längsabtrennungsebene, *H* Hartschicht.

Die Gliederung, die auf der Konstruktionsmodifikation des Samenpolsters beruht, ist bei Coronilla, Hippocrepis und Ornithopus zu finden.

Der Ort der Gliederung ist, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, nicht im voraus bestimmt, sondern dies geschieht nur im Verlaufe der Entwicklung der Samen. Regel ist, daß das Gliederungsdiagphragma

immer in der Ebene eingestellt wird, die die Entfernung zwischen zwei Samen halbiert.

Bei Coronilla habe ich zwei Arten der Ausbildung des Zergliederungsgewebes gefunden. Die eine zeigt sich bei Coronilla Emerus L. (Fig. 10).

Das Samenpolster besteht dort, wo es sich zwischen den Samen gegen die Mitte des Perikarps zu befindet, aus gestreckten Zellen, welche sich in der Medianebene von zwei Seiten her treffen. Das ganze Bild macht den Eindruck, als ob die Fruchthöhle durch ein

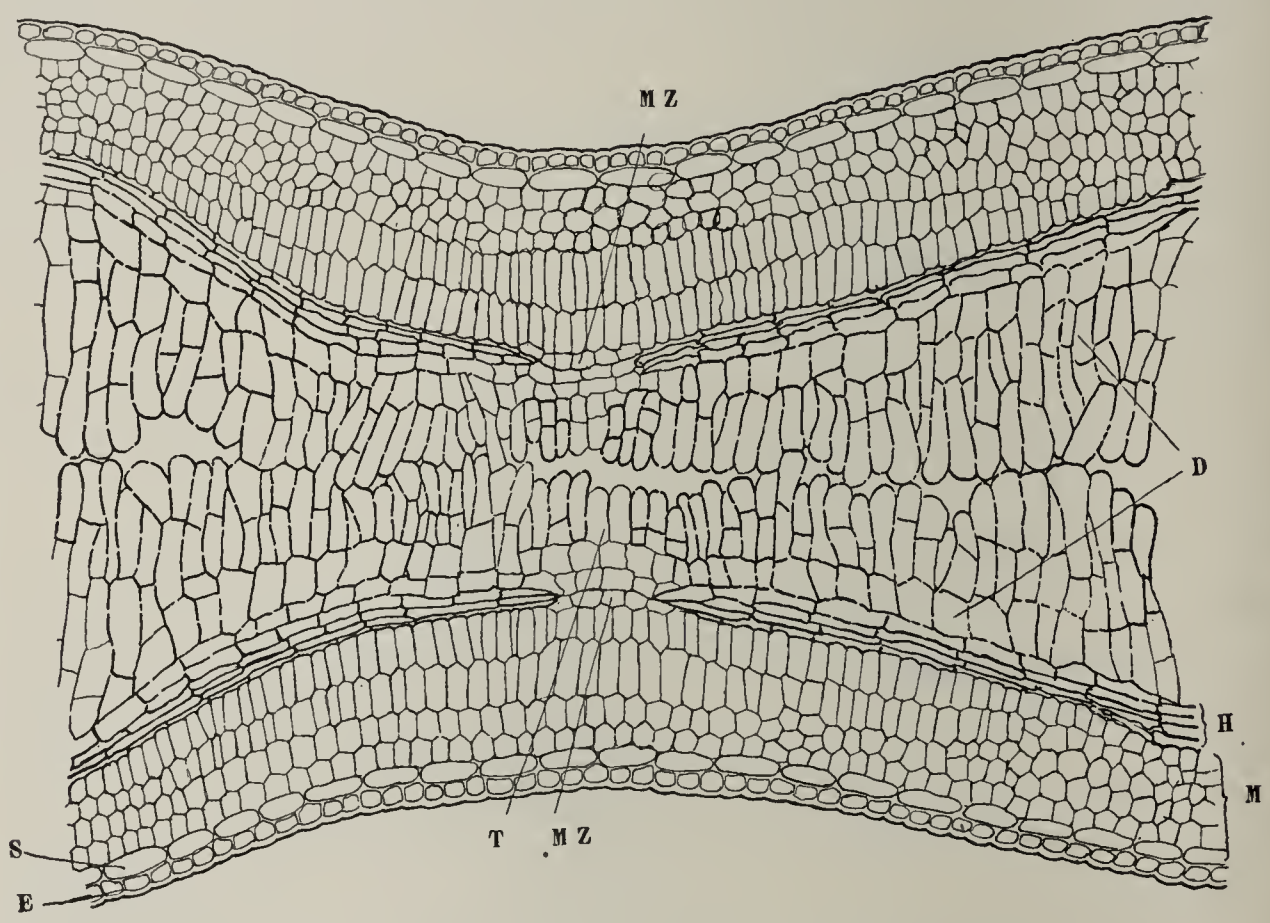



Fig. 10. Coronilla Emerus L. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *E* äußere Epidermis, *S* Sekretzellen, *M* Mesokarp, *H* Hartschicht, *D* Diaphragma mit verholzten Wänden, *T* in der Zergliederungsebene befindliche Zellen des Diaphragmas mit weichen Wänden, *MZ* ungeteilte Mutterzellen der Fasern.

Intumeszenzgebilde verstopft wurde. Unmittelbar neben der Zergliederungsebene werden die Zellreihen kürzer, denn die Fruchthöhle verengt sich infolge der Streckung, die die inneren Zellreihen des Parenchyms in transversaler Richtung zeigen, gewaltig. Das anfangs weiche Diaphragma verholzt alsbald, ausgenommen einige Zellreihen, die sich in der Ebene der Zergliederung befinden (Fig. 10 *T*). Die Wand der verholzten Zellen ist ziemlich dünn, tüpfelartig verdickt. Der Zerfall der Glieder geht schwer vor sich, welche Eigentümlichkeit sich leicht aus einem durch die Trennungsebene geführten Querschnitt erklären

läßt. Namentlich das Stereom der Gefäßbündel ist auch hier vorhanden, ferner hört die Hartschicht nur nach den Seiten zu auf, in der Nähe der beiden Nähte bleibt sie dagegen bestehen, und diese bestehen aus solchen verholzten Elementen, welche auf der Trennungsebene senkrecht gestreckt sind, aus solchen also, welche den Zerfall in Glieder erschweren. Im Parenchym setzt sich das Trennungsgewebe nicht fort, denn im Parenchym ist keinerlei Differenzierung vorhanden; alles zusammengefaßt sehen wir nur, wie ich schon erwähnt habe, daß die inneren Schichten in der Gegend der Gliederungen in der Richtung der transversalen Achse gestreckt sind.

Die Elemente der Hartschicht verlieren im Gürtel des Diaphragmas ihre prosenchymatische Gestalt (Fig. 10), in der Zone des Trennungsgewebes dagegen teilen sich die Mutterzellen der Fasernnicht und bestehen aus weichen, dünnwandigen und weitlumigen Parenchymzellen (Fig. 10 *M*). Aus diesem Grunde zerreißt die Hartschicht an der schon erwähnten Stelle. Für Coronilla Emerus sind noch die folgenden anatomischen Eigentümlichkeiten charakteristisch.

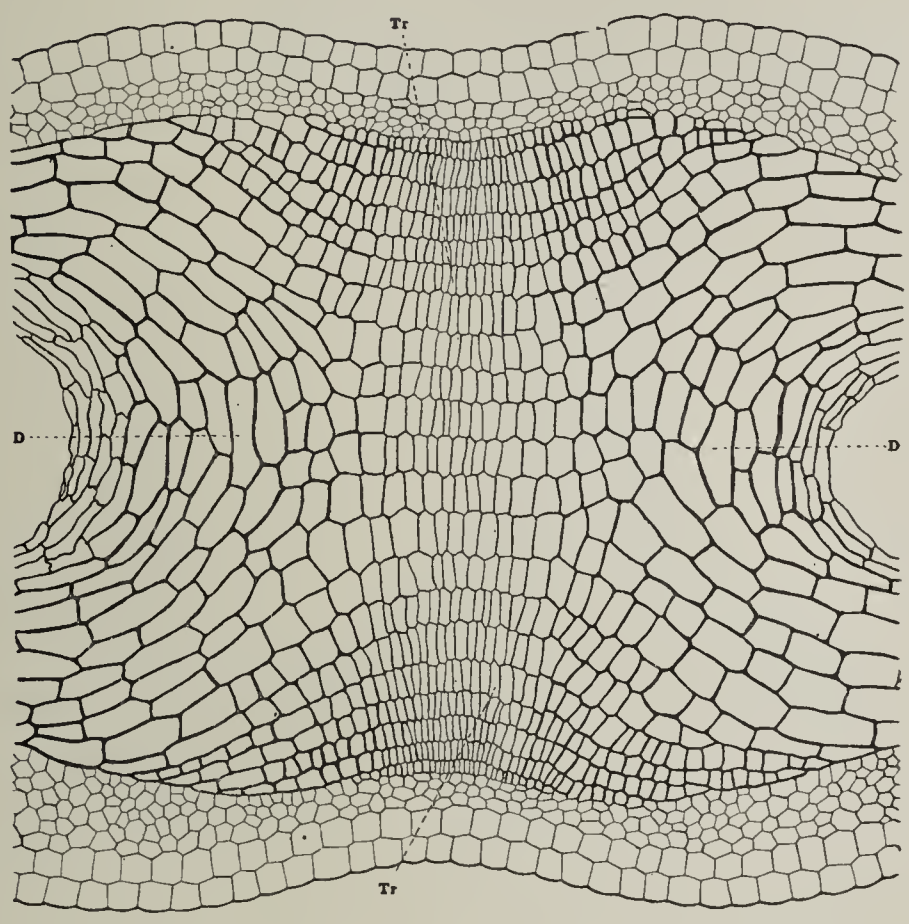



Fig. 11. Coronilla varia L. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *D* Diaphragma, *Tr* Trennungsgewebe.

Die Hartschicht, die aus längsgestreckten Fasern besteht, geht an der Rückennaht ohne Verdünnung von einer Seite auf die andere über, die Adern besitzten ein entwickeltes Stereom, so daß sie schon äußerlich durch Längsrippen bezeichnet ist. Die Zellen des Parenchyms und der äußeren Epidermis sind in Querrichtung gestreckt.

Eine viel kompliziertere Gliederungsgewebedifferenzierung finden wir bei der anderen Gruppe der Coronilla (Fig. 11). Das Zerfallen der Glieder geschieht auch viel leichter als beim vorigen, denn die Gliederungsdifferenzierung ist vollständig, deshalb fehlen auch in der

ganzen Trennungsebene alle diejenigen Elemente, wie das Stereom der Gefäßbündel und der Hartschicht — welche das Zerfallen der Glieder erschweren würden.

Auch in der Konstruktion des Diaphragmas sehen wir eine große Abweichung. Hier ist nicht von der einfachen Verholzung des Samenpolsters die Rede, sondern noch vor der Verholzung findet in der Nähe der Trennungsebene eine solche Zellteilung statt, welche am Längsschnitt, gemäß der transversalen Ebene, nach außen gerichtet, hyperbolische Zellreihen zustande bringt (Fig. 11). Diese Art der Zellteilung erstreckt sich auf die ganze Zone der Hartschicht und auf einen großen Teil des Parenchyms. Die auf diese Art zustande gekommenen Zellen sind parenchymatischer Natur, auf die Richtung der einzelnen Reihen im großen und ganzen in jedem Punkte senkrecht gestreckt, außerdem verlängern sie sich gegen die Trennungsebene stufenweise, werden immer schmäler und auch ihre Wände werden dünner.

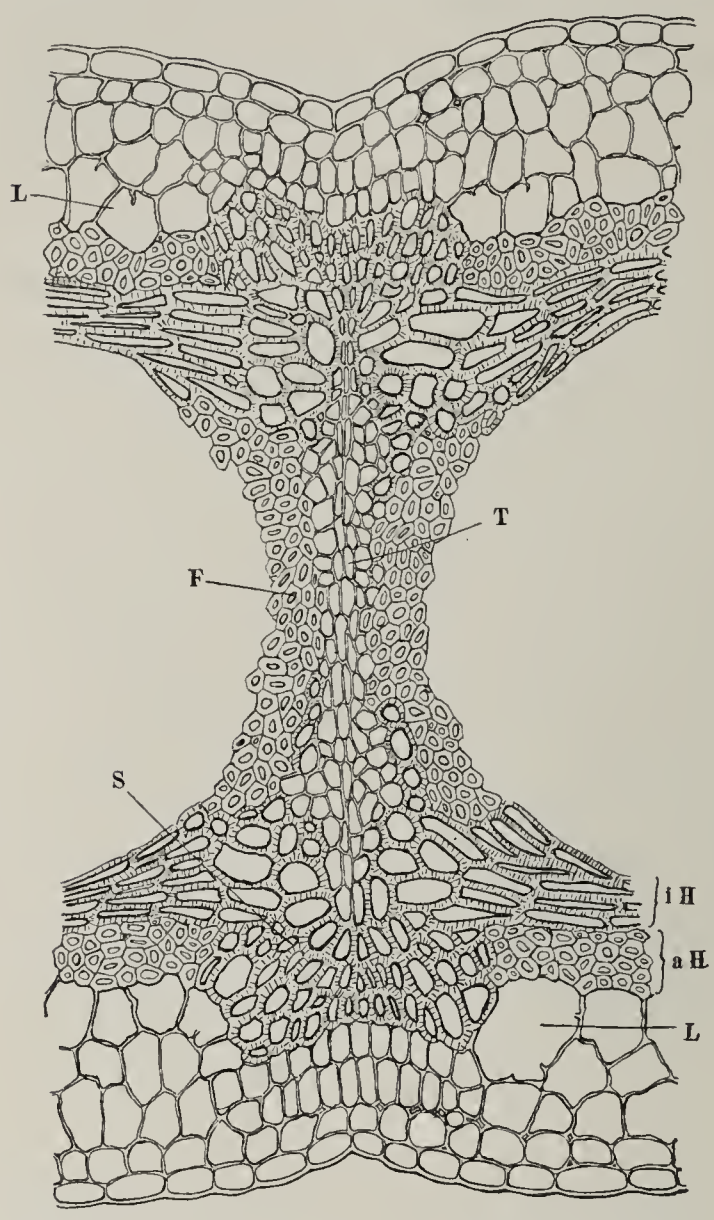



Fig. 12. Ornithopus sativus Brot. Transversaler Längsschnitt des Perikarps an der Quergliederungsstelle. *L* lysigene Sekretbehälter; *aH* äußerer Teil der Hartschicht, *iH* innerer Teil der Hartschicht, *S* Sklereiden, *T* weiches Trennungsgewebe des Diaphragmas, *F* verholzte Fasern des Diaphragmas.

Auf diese Art sind die in der Trennungsebene liegenden Zellen die dünnwandigsten und kleinlumigsten Zellen und gleichzeitig ist auch ihre Richtung mit dieser Ebene parallel. Scharf getrennte weiche Trennungsgewebe suchen wir in diesen Gliederungen umsonst, denn das ganze Gliederungsgewebe ist verholzt, nur der Grad der Verholzung ist verschieden und zwar ist er am kleinsten in der Halbierungsebene der hyperbolischen Reihen, also in der Ebene, in der das Zerfallen in Glieder vor sich geht (Fig. 11, *Tr*—*Tr*). Daß aber die Trennung trotzdem immer an einem bestimmten Ort eintritt, das stammt daher, daß nur die Trennungsebene allein sämtliche Zellreihen in der Richtung der Zellwände und

Zellachse schneidet. In der Trennungsebene verengern sich die Zellen in hohem Masse. Diesen Typus bilden Coronilla varia L. und Coronilla coronata L.

Nach Untersuchungen von Leclerc du Sablon [13]) (pag. 60) weist Hippocrepis in der Konstruktion der Gliederung ähnliche Verhältnisse auf, wie Coronilla Emerus.

Ornithopus sativus Brot (Fig. 12). Die Zellen der äußeren Epidermis bilden isodiametrisch regelmäßige Vielecke, sind dünnwandig, nur die äußere Wand ist dick. Auf der Oberfläche besitzt sie anschmiegende Haare. Die Parenchymzellen sind nur schwach gestrekt, ihre äußerste Lage sowie die äußeren Epidermiszellen sind mit Sekreten gefüllt. Im inneren Teile sind längsgestreckte lysigene Sekretbehälter. Die Hartschicht ist doppelt, ihre äußere Hälfte besteht aus quergerichteten, dickwandigen, weitlumigen, kurzen Fasern und im Querschnitt zeigt die ganze Schicht auffallende Einbuchtungen, in welchen sich die erwähnten lysigenen Sekretbehälter befinden (Fig. 12 *L*). Diese Einbuchtungen, wie es auch die Entwicklungsgeschichte bestätigt, verursachen den Druck des sich anhäufenden Sekretes, noch vor der Verholzung der Fasern. Diese Einbuchtungen trennen scharfe, die ganze Länge entlang laufende Vorsprünge voneinander, über welche die längsgerichteten Adern des Parenchyms laufen. Kalciumoxalatkristalle begleiten auch diese Vorsprünge. Die innere Hälfte der Hartschicht besteht aus längsgerichteten Fasern [Harz [16]) (pag. 581)].

Bei dem Diaphragma erleiden die erwähnten Gewebe und das Samenpolster eine nennenswerte Änderung. Die Elemente der Hartschicht werden zu dickwandigen Sklereiden, welche in der Nähe der Trennungsebene enger werden und gegen das Innere der Frucht sich strecken (Fig. 12 *S*).

Auch der innere Teil des Parenchyms nimmt teil an der Bildung der Sklereiden des Diaphragmas.

Der mittlere Teil des aus dem Samenpolster entstandenen Diaphragmas besteht aus sehr dünnwandigen, weichen Zellen (Fig. 12 *T*), der übrige Teil ist verholzt und besteht aus dickwandigen Fasern, die durch nachträgliche Teilung des Samenpolsters entstanden und mit der sagittalen Richtung parallel sind (Fig. 12 *F*). Das weiche Trennungsgewebe erstreckt sich selten über das Diaphragma hinaus, der Ausdehnung stehen die Sklereiden im Wege.

Zur Trennung der Glieder ist eine äußere stärkere Einwirkung notwendig, wie z. B. bei Coronilla varia, aber infolge der Spröde der Sklereiden findet die Trennung platzend statt, was eher möglich

sein muß, als das das Stereom der Gefäßbündel in der Zone der Trennungsebene fehlt.

## B. Die Hülse.

Mit zwei Klappen aufspringende Fruchtform, bei welcher die Differenzierung der Gewebe den höchsten Grad erreicht hat. Die hierher aufgezählten Gattungen gehören mehreren Tribus an. Aus dem Tribus der Trifolieae: Ononis, aus dem der Galegeae: Caragana, aus Genisteae: Cytisus, Genista, Spartium, Lupinus, Laburnum, aus Loteae: Lotus, Dorycnium, aus Vicieae: Vicia, Lens, Pisum, Lathyrus und schließlich aus dem Tribus Phaseoleae: Phaseolus und Dolichos.

Alle drei Schichten des Perikarps bestehen aus andersgerichteten Zellreihen. Die Zellreihen des Epikarps neigen sich von der Bauchnaht nach vorn unten, die des Endokarps von dieser nach rückwärts, so daß diese beiden Richtungen mit einer Neigung von ungefähr 90° einander kreuzen. Die Zellen des Mesokarps sind in Querrichtung angeordnet (Fig. 2 *D*—*E*.); eine Ausnahme hiervon bildet nur Caragana.

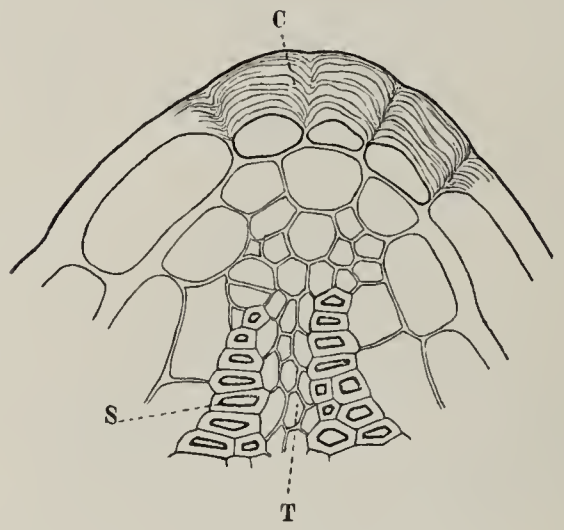



Fig. 13. Lathyrus plathyphyllus Retz. Querschnitt durch die Bauchnaht. *C* kutinisierte Epidermiszellen, *T* Trennungsgewebe der Bauchnaht, *S* Stereom der Gefäßbündel.

Die Zellen der äußeren Epidermis sind stark gestreckt, an ihren Enden zugespitzt, außerordentlich dickwandig, so daß das Zellumen in den meisten Fällen verschwinden. Nur in seltenen Fällen findet man die äußere Epidermiszelle isodiametrisch und dünnwandig, aber in solchem Falle ist unter ihnen eine stark verdickte Hypoderma, deren längsgestreckte Zellen die gewohnte Richtung der Epidermiszellen besitzen (Caragana und Phaseoleae).

Auch die Konstruktion der Hartschicht ist charakteristisch, deren Differenzierung ich schon im allgemeinen Teil erwähnt habe; ihre Fasern sind seitwärts stark zusammengedrückt, die äußeren sind mit dichten Poren versehen. Die Wände der Fasern werden nach innen stufenweise dünner (besonders die tangentialen Wände) und die Anzahl der Poren wird immer kleiner.

Auch die Konstruktion des Trennungsgewebes habe ich schon im allgemeinen Teil erwähnt. Zur Wiederholung sei nur bemerkt, daß seine Bildung an allen beiden Nähten beobachtet werden kann und daß

bestimmte Teile kutinisiert sind. Diese letztere Eigentümlichkeit des Trennungsgewebes unterbleibt nur dort, wo die Hartschicht schwach entwickelt ist und dementsprechend auch das Aufspringen nur von geringerer Bedeutung ist (Lathyrus tuberosus L., Lens esculenta Mönch).

Auf die Charakterisierung nach Gattungen oder Arten gehe ich nicht ein, denn die Früchte der erwähnten Gattungen weisen einen solch übereinstimmenden Typus auf, daß die im allgemeinen gegebene Charakteristik der Strukturverhältnisse all dem entspricht, was dem Ziel dieser Arbeit genügt. Übrigens enthält der größte Teil der zitierten Werke Daten, die sich sozusagen auf sämtliche aufgezählten Gattungen beziehen. Nur die Charakteristik des Trennungsgewebes, als eines für die Konstruktion wichtigen Bestandteiles, finden wir nicht genügend behandelt; mit diesem Gewebe hat sich nur Leclerc du Sablon[13]) (pag. 54) eingehender bei Spartium befaßt.

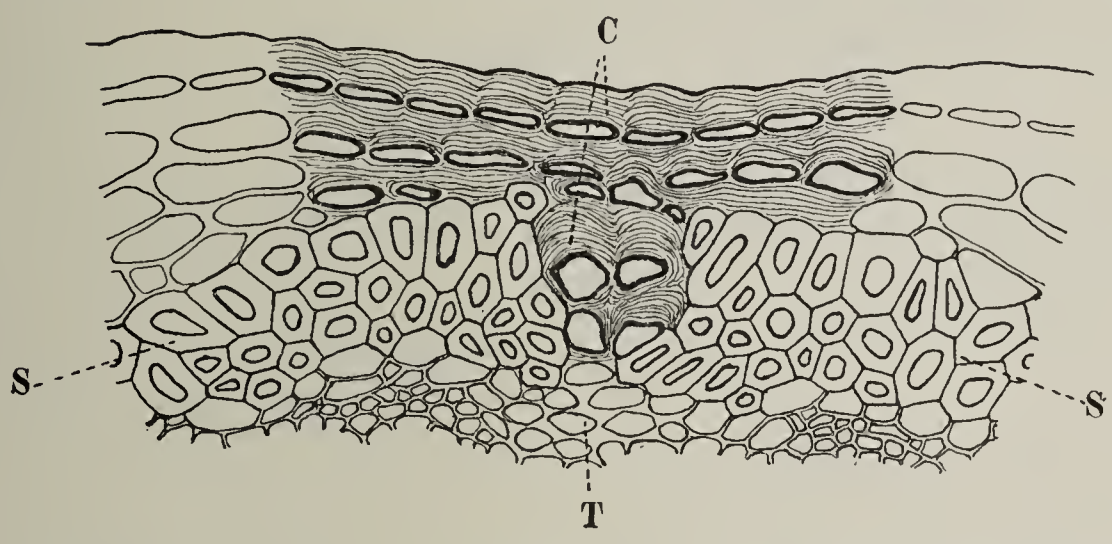



Fig. 14. Lotus corniculatus L. Querschnitt durch die Rückennaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe der Rückennaht, *S* Stereom der Gefäßbündel, *C* kutinisierte Zellen des Trennungsgewebes.

Im folgenden werde ich deshalb hauptsächlich nur die Ausbildung des Trennungsgewebes berühren.

Im Verlaufe der eingehenderen Behandlung könnte man eine Einteilung von folgenden Gesichtspunkten aus zustande bringen und zwar den Bau der Hartschicht (einfache und doppelte) und die Gegenwart oder das Fehlen des Samenpolsters. Diese Einteilung übergehe ich aber und werde nur einfach eine Charakteristik der einzelnen Gattungen geben.

Caragana. Diese Gattung hat trotz der mächtigen Entwicklung der Hartschicht noch einige Eigentümlichkeiten der Balgfrucht aufzuweisen; namentlich daß auf der Rückennaht kein Trennungsgewebe ist ferner daß die Zellreihen des Mesokarps beinahe mit denen des Epikarps zusammenfallen, d. h. die ersteren sind nicht quergerichtet wie bei der Hülse, sondern schräg, und zwar neigen sie sich von der Bauchnaht nach vorn abwärts. Das an der Bauchnaht sich bildende Tren-

nungsgewebe ist auf der äußeren Epidermis sowie in dem Teil, der sich zwischen dem Stereombogen befindet, kutinisiert.

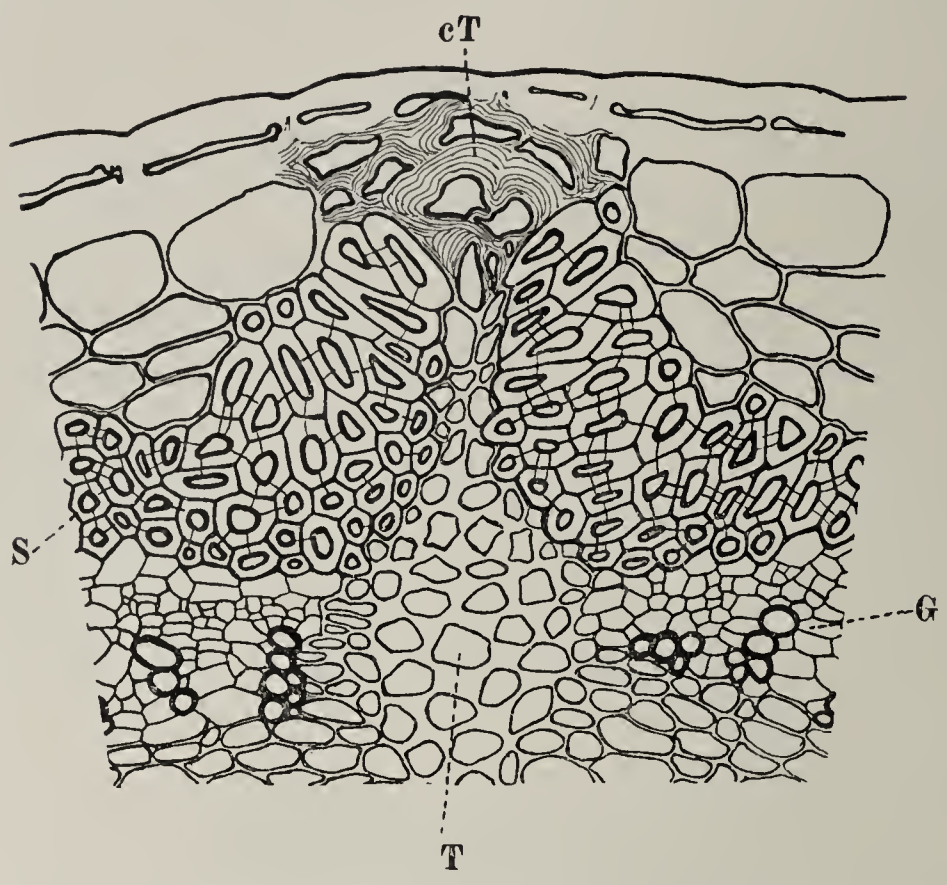



Fig. 15. Lotus corniculatus L. Querschnitt durch die Bauchnaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe der Bauchnaht. *cT* kutinisierte Zellen des Trennungsgewebes, *G* Gefäßbündel, *S* Stereom der Gefäßbündel.

Ononis. Das Trennungsgewebe ist beiläufig in demselben Umfang kutinisiert wie beim vorhergehenden.

Vicia und Lathyrus. Hauptsächlichstes Merkmal, daß nur der äußerste Teil des Trennungsgewebes, d. h. nur die äußeren Wände der äußeren Epidermiszellen längs der Naht kutinisiert sind (Fig. 13 *C*).

Genista, Spartium, Cytisus, Lupinus, Laburnum. Das Trennungsgewebe ist mit Ausnahme einiger Cytisus-Arten an beiden Nähten vorhanden und die Kutinisierung erstreckt sich bei den drei ersteren auf die äußeren Epidermiszellen längs der Nähte sowie auf eine Zellreihe eines darunter befindlichen Parenchyms, ja sogar bei Spartium noch tiefer, bei Lupinus kutinisierten die inneren Wände der äußeren Epidermiszellen längs der Nähte und von hier angefangen auch der bis zum Stereom sich erstreckende Teil.

Bei Laburnum ist die Kutinisierung in geringem Maße fortgesetzt.

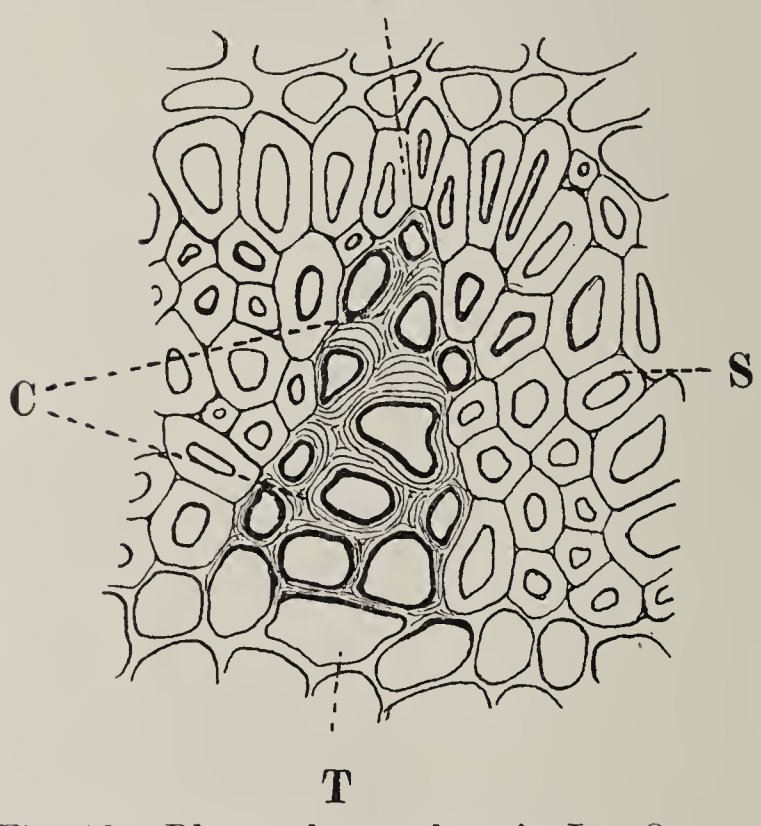



Fig. 16. Phaseolus vulgaris L. Querschnitt durch die Rückennaht des Perikarps. *T* Trennungsgewebe der Rückennaht, *C* kutinisierte Zellen des Trennungsgewebes, *S* Stereom der Gefäßbündel, *SM* mediane Brücke des Stereoms.

Lotus, Dorycnium. Das Trennungsgewebe kutinisiert von den äußeren Wänden der an der Naht befindlichen Epidermiszellen bis zur inneren Grenze des Stereoms (Fig. 14—15 *C*).

Phaseolus, Dolichos. Immer der Teil des Trennungsgewebes, der sich in der Zone des Stereoms befindet, kutinisiert (Fig. 16 *C*).

## Die hygroskopische Bewegung der Hülsenklappen.

Den Gegenstand dieses letzten Abschnittes bildet die Kritik des heutigen Standes unserer Kenntnisse über den Schleudermechanismus, der zur Verbreitung des Samens dient, sowie meine diesbezüglichen Untersuchungen.

Das Aufspringen der Hülse ist das Resultat des Torsionsbestrebens der Klappen von der rechten und linken Seite. Das Aufspringen verläuft meistens momentan, wodurch die Samen oft mehrere Meter weit geschleudert werden. Der Drehungsschwung ist am freien Ende der Klappen am größten und so ist es klar, daß das Schleudern der Samen an der Spitze am intensivsten ist.

Das Torsionsbestreben der Klappen löst die mit Austrocknen verbundene Schrumpfung aus, und weil dies Bestreben in entgegengesetzter Richtung zur Geltung kommt, entsteht zwischen den Klappen eine große Spannung, welche nach Überwindung des Widerstandes des Trennungsgewebes das Aufspringen des Perikarps bewirkt.

Die Intensität des Aufspringens hängt davon ab, in welchem Maße sich die Spannung bis zum Moment des Aufspringens gesteigert hat. Hier spielen zwei Faktoren eine Rolle. Der eine ist das Torsionsbestreben der Klappen, der andere die Widerstandsfähigkeit des Trennungsgewebes. — Das Torsionsbestreben der Hülsenklappen beruht auf dem eigentümlichen Bau der Hartschicht, die Widerstandsfähigkeit des Trennungsgewebes steigert die Kutinisierung, teilweise die Verholzung. Auch aus der Verdickung der Wände der das Trennungsgewebe bildenden Zellen kann man das Bestreben, den Widerstand zu steigern, beobachten. Diejenigen Zellwände, welche in der Zugebene liegen, d. h. senkrecht auf die Medianebene, sind in großem Maße verdickt. Die mit der Mediane parallelen Wände sind dünn geblieben (Fig. 13—17).

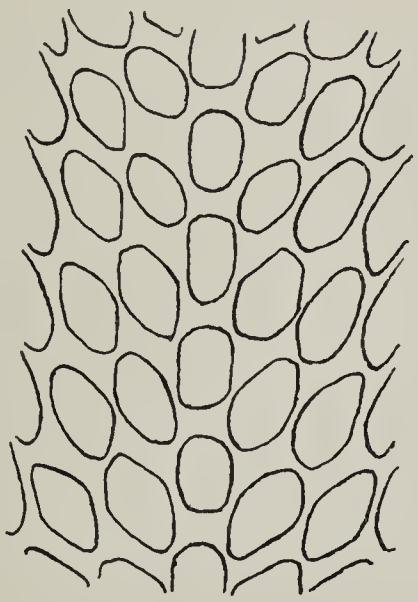


Fig. 17. Lotus corniculatus L. Kutinisierte Zellen an der Gegend der Rückennaht (Flächenansicht).

Diese beiden Faktoren stehen in engem Zusammenhang miteinander, was in bezug auf die Verbreitung der Samen sehr wichtig ist, denn wenn entweder die eine oder die andere abnimmt, so nimmt auch die Intensität des Aufspringens ab.

## Die Kritik der das Aufspringen erklärenden Theorien.

Über den Schleudermechanismus der Hülse ist schon sehr viel geschrieben worden, ja die nach dem langen Streit entstandenen Ansichten reproduzieren die meisten Lehrbücher auch heute noch und außerdem kommen bei den Untersuchungen über die hygroskopischen Bewegungen auch in der neuesten Literatur Fälle vor, in denen sich die Verfasser auf diese Ansichten berufen.

Die anatomische Begründung des Schleudermechanismus versuchte zuerst Hildebrand[7]) (pag. 251 und[8]) (pag. 38) und mit ihm zugleich Steinbrinck[6]) (pag. 17).

Hildebrand schreibt auf Grund seiner bei Lupinus luteus L. gemachten Erfahrungen das Aufspringen der hochgradigen Kontraktion den verholzten Fasern zu und die schraubige Krümmung der Klappen führt er auf die schräggerichtete Anordnung der Fasern zurück. Die Spannung, die von der abweichenden Kontraktion der Fasern und der außer ihnen liegenden weichen Gewebe stammt, zwingt die Klappen, dem kleinsten Widerstand entsprechend, zur schraubigen Krümmung, wobei die Fasern in eine Ebene mit der Achse der Schraubenlinie zu liegen kommen.

Während Hildebrand den Fasern eine stärkere, aber in jeder Richtung gleichmäßige Kontraktion zuschreibt, so nimmt die Steinbrinck[6]) (pag. 17) nur Bezug auf die Querrichtung der Fasern und hält es für einen den Mechanismus beeinflussenden Umstand, daß die dickwandigen, gestreckten äußeren Epidermiszellen sich in Reihen angeordnet haben, welche die Zellen der Fasern kreuzen, also mit der Achse der Hülse ebenfalls einen schiefen Winkel bilden. Er stellt fest, daß das Schrumpfungsmaximum der äußeren Epidermiszellen ebenfalls in der Querrichtung am größten ist und so auch die größte und kleinste Kontraktionsrichtung der beiden Gewebe einander kreuzen, also fällt die Richtung, die in der Querrichtung der Fasern zur Geltung kommt und welche zugleich die größte dominierende Kontraktion ist, mit der Richtung der kleinsten Kontraktion der äußeren Epidermis zusammen. Die Spannung, die je nach der Richtung der auf diese Weise zustande gekommenen größten Kontraktionsdifferenz

zur Geltung kommt, zwingt das Perikarp zum Aufspringen und die Klappen zu einer Krümmung, deren Achse parallel mit den Fasern ist.

Diese Erklärungen genügten Zimmermann[10]) nicht und auf Grund seiner Versuche eröffnet er uns ganz neue Gesichtspunkte.

Als Hauptursache der Torsion sieht er die Hartschicht an, der äußeren Epidermis spricht er nur eine untergeordnete, den Mechanismus verstärkende Rolle zu. Zu dieser seiner Überzeugung führte ihn die Erfahrung, daß sich auch die Hartschicht selbst tordiert, und nur darin besteht der Unterschied, daß die Torsion der vollständigen Klappe eine stärkere ist[10]) (pag. 564). Seine Versuche vollführte er mit aus der Hartschicht geschnittenen Platten, aus deren Krümmungen, die beim Befeuchten und Trocknen entstanden, er feststellte, daß in den inneren Lagen der Fasern die Schrumpfungsfähigkeit eine stärkere ist als in den äußeren.

Mit diesem Uuterschied in der Schrumpfung erklärt er dann auch die Torsion der ganzen Hartschicht und auch der vollständigen Klappen. Dieses abweichende Verhalten der Fasern erklärt er mit der anatomischen Differenzierung der Hartschicht[10]) (pag. 566).

Die Auffassung Zimmermann's ist zufriedenstellender als die der bisherigen Forscher, denn Hildebrand und Steinbrinck führen die Torsion auf die krümmende Wirkung der Spannung zurück, die durch die Schrumpfungsdifferenz zwischen den Fasern und der äußeren Epidermis entstanden ist. Auf Grund ihrer Theorien könnte nur eine beschränkte Drehung zustande kommen, weil die Krümmungswirkung der Spannung infolge des Widerstandes, den die inneren Fasern der Hartschicht dem Seitendruck leisten, alsbald aufhören würden. Diese schwache Seite der Theorie Hildebrand's hat schon vor Zimmermann Steinbrinck[9]) (pag. 577) erwähnt, ohne indessen denselben Fehler seiner eigenen Auffassung zu erkennen, ja auch in einer späteren Abhandlung[11]) (pag. 271—272) klammert er sich daran, als er seinen alten Standpunkt gegen Zimmermann's Kritik verteidigt.

Steinbrinck's Abhandlung ist, könnte man sagen, eine Fortsetzung der Untersuchungen Zimmermann's, so daß infolgedessen das Endresultat[11]) (pag. 275) mit dem Inhalt der Abhandlung in Widerspruch steht, denn er hebt hervor, daß die gekreuzte Richtung der äußeren Epidermis und der Fasern die Hauptursache dessen ist, daß der Schleudermechanismus zustande kommt.

Die Untersuchungen Leclerc du Sablon's[13]) fußen auf den bisherigen Untersuchungen. Seiner Ansicht nach bewirkt die Torsion

zwei gut voneinander unterscheidbare Ursachen: „1°) disposition croisèe des fibres ligneuses et des cellules de l'epiderme, 2°) strukture de la partie ligneuse“ [13]) (pag. 57).

## Das hygroskopische Verhalten der Hartschicht.

Eine richtige Erklärung der Torsion der Hülsenklappen kann seit Zimmermann's Beobachtungen nur dann gegeben werden, wenn man das hygroskopische Verhalten der Hartschicht genau kennt. Diese Untersuchungen werden auf aus der Hartschicht gemachten Platten in der Weise durchgeführt, daß wir die durch Trocknen und Befeuchten bzw. durch die Schrumpfung und Quellung erfolgenden Gestaltsveränderungen beobachten. Wenn wir nun die auf diese Weise erworbenen Erfahrungen verwerten, so erhalten wir auf die verschiedensten Fragen Antwort.

Die erste und wichtigste Aufgabe ist die Entscheidung dessen, daß wir den Sitz des Maximums der bei der Torsion der Hartschicht vorkommenden Zellwandquellungen bzw. Zellwandschrumpfungen möglichst genau bezeichnen.

Von geringerer Wichtigkeit, vom Standpunkte einer eingehenderen Kenntnis der Details, jedoch ebenfalls wichtig ist die genaue Bestimmung des Sachverhaltes der Torsion.

Diese Fragen wünsche ich in den weiter unten folgenden drei Abschnitten zu lösen.

### a) Der Sitz der in der Querrichtung wirkenden maximalen und minimalen Schrumpfungs- bzw. Quellungsfähigkeit der Fasern in der Hartschicht.

Die zu den Versuchen benutzten Platten sind 0,25—1,0 mm breit. Ihre Länge hängt von der Breite der Klappen ab. Die Gesamtbreite dieser letzteren konnte ich nicht ausnützen, weil sich die Richtung der Fasern in der Nähe der Klappenränder krümmt und zwar längs der Bauchnaht nach vorn, längs der Rückennaht jedoch nach hinten. Bei der Zerstückelung der Hartschicht mußte ich daher darauf achten, daß die in die Nähe der Nähte fallenden Partien von den Platten wegbleiben. Die Fasern mußten in den genau ausgeschnittenen Platten mit den beiden kürzeren Plattenseiten parallel laufen. Die solchartigen Platten, nachdem sie mit ihrer längeren Seite die Richtung der Fasern kreuzen, werde ich kurz Querplatten benennen. Alle in den Rahmen dieses Abschnittes gehörenden Beobachtungen beziehen sich auf die Querplatten.

Die Gestaltsveränderung der Platten habe ich zwischen den beiden Grenzen des Quellungszustandes beobachtet. Die eine Grenze bezeichnet das vollständige Austrocknen, die andere das totale Befeuchten im siedenden Wasser.

Diese Versuche sind schon alt und stammen von Zimmermann[10]) und Steinbrinck[6 u. 11]). Zimmermann hat schon mit Hilfe der Querplatten festgestellt, daß die Querschrumpfung der Fasern von außen nach innen zu zunimmt[10]) (pag. 566), d. h. daß die Querschrumpfung der an der inneren Seite der Hartschicht befindlichen Fasern eine größere ist als die der äußeren. Dieser Satz folgt aus der Krümmung, die beim Trocknen der Querplatten vor sich geht und die konkave Seite der Krümmung nimmt die innere, die konvexe Seite die äußere Fläche der Hartschicht ein. Steinbrinck[11]) (pag. 272) hat die Erklärung Zimmermann's so ausgelegt, daß der innere Teil der Hartschicht das aktive schrumpfende, der äußere das passive Widerstand leistende Gewebe ist, und wenn wir diese beiden voneinander trennen, so bleibt die Krümmung aus. Zu diesem Zwecke teilte Steinbrinck die Hartschicht in zwei gleiche Teile, in eine äußere und eine innere[11]) (pag. 274). — Aus diesen Teilen schnitt er die Querplatten aus. Er hat die Halbierung derart vollbracht, daß er die äußere und dann die innere Seite der Hartschicht mit einem scharfen Skalpell abgekratzt hat*).

Die Platten krümmten sich beim Trocknen gerade so wie die dicken Platten Zimmermann's, also nach innen, nur mit dem Unterschied, daß die äußeren stärker, die inneren weniger stark waren[11]) (pag. 274).

Auf Grund derselben führt er nun klarer aus als Zimmermann, daß die Schrumpfung der Fasern der Hartschicht von außen nach innen geradweise sich steigert[11]) (pag. 274).

Die am stärksten zusammenschrupfenden Fasern der Hartschicht sind die innersten Zellagen.

Diese These Steinbrinck's wurde im allgemeinen angenommen. Diese unterwarf niemand einer Kritik, obwohl man aus der Beschreibung seines Versuches den Fehler seiner Folgerungen leicht erkennen kann. Der Fehler liegt darin, daß Steinbrinck bei der Beurteilung des

---

*) Das Skalpell halte ich zur Verdünnung der Hartschicht nicht geeignet, insbesondere in solchen Fällen nicht, wo ich die Dicke der ganzen Hartschicht durch Abkratzen auf $^1/_4$—$^1/_5$ reduzieren mußte. Zu diesem Zwecke eignen sich viel mehr von dünneren Objektträgern abgesprengte Glasstückchen.

hygroskopischen Verhaltens der Querplatten, wenn auch nicht ausdrücklich, so doch auf eine ganz sicher herausfühlbare Weise in Gedanken eine Normalform aufstellt und dann die gesamten Krümmungen auf diese fiktive Form bezieht, welche dem Sinne seines Gedankenganges gemäß nichts anderes als die gerade Linie sein kann, wo man doch leicht einsehen kann, daß diese gerade Linie höchstens nur ein Stadium der Amplitude der Krummungsveränderungen bezeichnen könnte. Nachdem auf seinen Platten die beiden Grenzen der Krümmungsamplituden auf ebendieselbe Seite der angenommenen Normalform fallen, ist nicht einmal die Möglichkeit vorhanden, daß man die erwähnte gerade Linie in die Serie der mit der Krümmung verbundenen Gestaltsveränderungen einreihen könne. Mit anderen Worten: das Normal Steinbrinck's fällt außer die Amplitude der Krümmung und so ist seine These mit den Grundfolgerungen zugleich fehlerhaft.

Die Beurteilung des Maßes der Krümmungen kann nur so zu einer der Wahrheit entsprechenden Folgerung führen, wenn wir in der hygroskopischen Gestaltsänderung der in Frage stehenden Platten vor allem zwei Grenzwerte feststellen. Mit anderen Worten: wir müssen die Amplitude der Krümmung bezeichnen. Den einen Grenzwert gibt das Maß der bei dem vollständigen Austrocknen wahrgenommenen Krümmung, den anderen kann man aber an der Krümmung, welche sich auf die Quellungswirkung im siedenden Wasser einstellt, ablesen.

Die Bezeichnung der beiden Grenzwerte wäre im Versuche Steinbrinck's schon auch darum wünschenswert gewesen, weil dort die Krümungsamplitude der aus der inneren Hälfte der Hartschicht angefertigten Platten sehr gering ist. In den meisten Fällen ist sie beträchtlich größer und die Punkte der beiden Grenzen sind derart voneinander entfernt, daß die Amplitude auch noch das gerade Normal Steinbrinck's in sich einschließt. In solchen Fällen ist es nicht notwendig, daß wir die Grenzwerte der Krümmungen kennen; es ist genügend, wenn wir die Krümmungen auf die Steinbrinck'sche Normalform beziehen und unsere Folgerungen werden auch so noch der Wirklichkeit entsprechen. Die letzteren Fälle sind besonders dazu geeignet, um nachweisen zu können, daß die Erklärung Steinbrinck's auf einem Irrtum beruht.

Im Laufe meiner Untersuchungen habe ich auf das Perikarp folgender Arten Rücksicht genommen:

Lathyrus rotundifolius Willd, L. plathyphyllus Retz, L. silvestris L., L. hirsutus L., L. vernus Bernh. (= Orobus vernus), L. niger Bernh., L. ochroleucus Hook, Vicia sativa L., V. sordida W. et K., V. hirsuta Fisch., V. Cracca L., V.

segetalis Thuil, Caragana arborescens L., Lupinus, Dolichos und einige Phaseolus-Arten.

Jetzt will ich nur das hygroskopische Verhalten der Hartschicht von Vicia segetalis eingehender beschreiben.

Den allerersten Versuch habe ich mit der Hartschicht dieser Pflanze ausgeführt. Aus dieser habe ich nach der Methode Steinbrinck's solche Querplatten geschnitten, welche entweder nur die äußere oder nur die innere Hälfte der Hartschicht enthielten.

Beim Trocknen krümmten sich die aus den äußeren Fasern bestehenden Platten, wie es auch Steinbrinck[11]) (pag. 274) feststellte, stark nach innen. Die anderen Platten, welche aus der inneren Hälfte der Hartschicht gemacht wurden, krümmen sich in entgegengesetzter Richtung zu den vorigen, also nach außen. Auf die konvexe Seite der Krümmung gelangt die innere Seite der Platte, bzw. der Hartschicht (Fig. 18, I, 3). Dieses verschiedene Verhalten der beiden Platten ist wahrscheinlich auch Steinbrinck nicht entgangen. Im weiteren Verlaufe meiner Abhandlung dagegen, wenn ich die gesetzmäßigen Erscheinungen der Krümmungsverhältnisse der Platten behandeln werde, wird es klar, daß der oben erwähnte Gegensatz in jedem Falle, auch in den Versuchen Steinbrinck's nachweisbar ist, nur ist die Krümmungsamplitude nicht immer so groß wie bei Vicia segetalis.

Ähnliche Versuche haben bei zahlreichen Arten der oben erwähnten Gattungen, wie Lathyrus, Orobus, Vicia, Caragana, Lupinus, Phaseolus, Dolichos größtenteils dieselben Resultate ergeben.

Auf Grund meiner zahlreichen Versuche und ihres übereinstimmenden Resultates, die Ansicht Steinbrinck's bei Seite lassend, ist es klar, daß die mit dem Trocknen der Hartschicht verbundene Querschrumpfungsfähigkeit der Fasern von außen nach innen in einer bestimmten Dicke zunimmt, dann in der Mitte das Maximum erreicht und von neuem abnimmt. Der Sitz der maximalen Schrumpfung ist also nicht in der innersten Zellage der Hartschicht, sondern von hier nach außen zu in irgendeiner der mittleren Reihen.

Vor der weiteren Detaillierung könnte man nebenbei auch noch auf eine Sache bezüglich einige Bemerkungen machen. Namentlich sind zu hygroskopischen Forschungen nur vollständig reife und gut ausgebildete Perikarpe geeignet, weil in den unreifen und in der Entwicklung zurückgebliebenen Perikarpen die Verholzung der Hartschicht nicht vollständig ist. Insbesondere in der Nähe der inneren Seite ist diese Erscheinung häufig, zu deren Erklärung wir wissen

müssen, daß die Verholzung der Hartschichten während dem Verlaufe der Entwicklung des Perikarps in zentripetaler Richtung folgt, was die Bedeutung hat, daß die mizellare Struktur der Zellwand noch nicht endgültig ausgestaltet ist. Alles, was daraus a priori gefolgert werden kann, erhält a posteriori seinen Beweis durch die Versuche.

Um beim Thema zu bleiben, muß ich mich noch eingehend mit der Feststellung der Schrumpfungsskala der Querschrumpfung befassen. So viel kann schon aus den bisherigen Versuchen festgestellt werden, daß diese Skala nicht einfach und ununterbrochen von außen nach innen zu gleichmäßig steigend ist, sondern daß sie nur bis zur Mitte steigt und dann von hier an sich senkt.

Die Steigungs- und Senkungsgrade sind überhaupt nicht gut zu sehen, so daß ich darauf bezüglich aussprechen kann, daß die Spaltung der Hartschicht in zwei gleichmäßige Hälften, in eine äußere und eine innere Hälfte, zur Lösung der Aufgabe noch keine genügende Grundlage bietet. Es ist daher notwendig, die Dicken auch in mehreren Abstufungen herzustellen und zu diesem Zwecke habe ich zwei Reihen

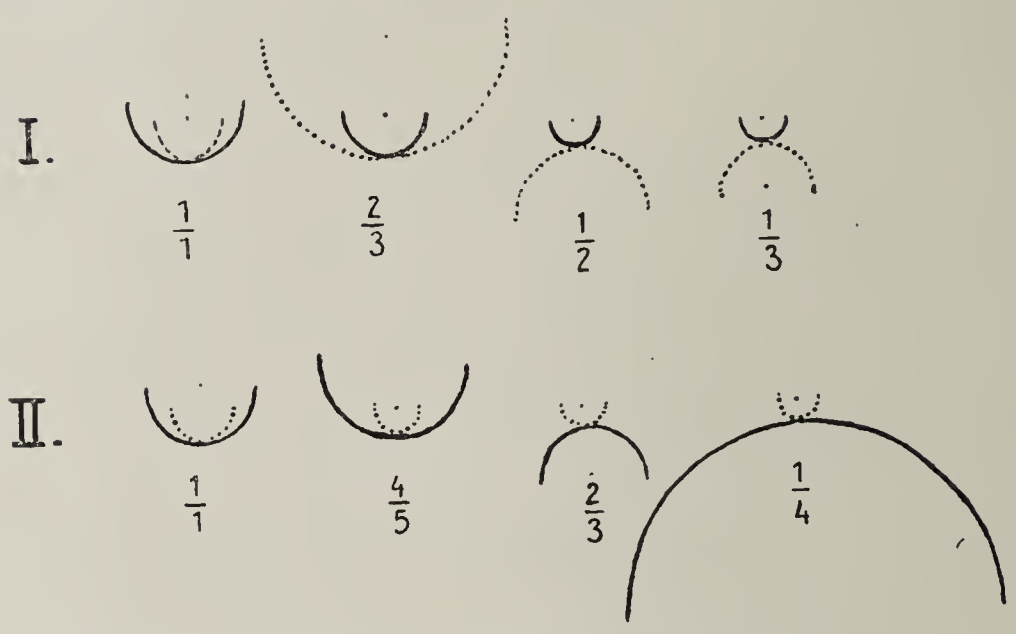



Fig. 18. Die Krümmungsamplituden der Querplatten von der Hartschicht. Die Bruchzahlen drücken die relative Dicke aus. Die Schrumpfungskrümmungen sind mit punktierten Halbkreisen, die Quellungskrümmungen mit Linienhalbkreisen bezeichnet.

von Querplatten zusammengestellt, in welchen Reihen jede Platte an den ihrer Dicke entsprechenden Platz gerät. Auf den ersten Platz der beiden Reihen habe ich die Platten mit vollständiger Dicke gestellt; dann folgen die Dickenabstufungen entsprechend den anderen Gliedern der Reihe (Fig. 18). Die I. Reihe stellt die von außen nach innen zu, die II. Reihe die von innen nach außen zu vor sich gehende sukzessive Verdünung dar. Die relative Dicke der Platten drücken die unter die einzelnen Glieder gesetzten Bruchzahlen aus. — In der I. Reihe beträgt das 2. Glied ungefähr $^2/_3$ der vollständigen Dicke der Hartschicht, das 3. Glied $^1/_2$, das 4. Glied jedoch $^1/_3$. Das 2. Glied der II. Reihe beträgt $^4/_5$ der vollständigen Hartschicht, das 3. Glied $^2/_3$ und das 4. Glied $^1/_4$.

Die Schrumpfungs- und Quellungsskala kann auf Grundlage der Kenntnis der Krümmungsamplitude bestimmt werden. Bei der Bestimmung der Amplitude ist die erste Aufgabe die Abzeichnung der Krümmung der im siedenden Wasser befeuchteten Platte. Das darauffolgende Trocknen löst in der Krümmung der Platte eine Abkrümmung in entgegengesetzter Richtung aus. Die auf dem Höhepunkte des Trocknens erscheinende Gestalt ist ebenfalls genau abzuzeichnen. Wenn die so erhaltenen Amplituden nicht genügend groß sind, um daraus eine klare Folgerung über die Natur der Skala zu schließen, so müssen wir die Quellung in Kalilauge steigern, wodurch die im Wasser bemerkbare Formänderung in gesteigertem Maße zum Ausdruck kommt.

Auf der Fig. 18 habe ich in bezug auf die gesamten Glieder der früher beschriebenen zwei Reihen die Grenzwerte der Schrumpfungs- wie auch der Quellungskrümmungen abgezeichnet. Die Krümmungen habe ich mit entsprechende Radien besitzenden Halbkreisen bezeichnet, um den Krümmungsradius leicht abmessen zu können, weil es uns nur auf Grundlage dieser Kenntnis möglich ist, die relative Stärke der Krümmungen zu bestimmen.

Auf Grundlage der Kenntnis des Krümmungsradius kann man die relative Stärke der Krümmungen mit der folgenden Formel: $K = \frac{1}{R}$ leicht ausrechnen.

In der Formel bedeutet „K“ die Krümmungsstärke, „R“ aber den Krümmungsradius.

Wenn wir aber die Sache nicht ganz genau nehmen, so entspricht es unserem Zwecke vollständig, wenn wir mit Übergehung dieser mathematischen Formel nur von der Vergleichung der Zeichnungen ausgehen, weil die im folgenden zu erörternden Gesetzmäßigkeiten auch von den Zeichnungen der Krümmungen abzulesen sind.

Welche sind nun diese Gesetzmäßigkeiten?

In der I. Plattenreihe (Fig. 18) nimmt die Platte mit vollständiger Dicke unter der Wirkung des siedenden Wassers eine mäßig gekrümmte Gestalt an, an welcher die konkave Seite der inneren Fläche der Hartschicht entspricht. Die infolge des Trocknens eintretende Gestaltsveränderung kommt in einer weiteren Krümmung nach innen zu zum Ausdruck oder mit anderen Worten, beim Trocknen wird der Krümmungsradius kleiner, was mit der Verstärkung der Krümmung übereinstimmend ist. Das 2. Glied, welches ungefähr nur $^2/_3$ Dicke besitzt, krümmt sich im durchfeuchteten Zustande mehr wie das obige. Der Hauptunterschied zeigt sich aber darin, daß unter der Wirkung des Trocknens

der Krümmungsradius größer wird. Dieser letztere Umstand ist mit der Schwächung der Krümmung äquivalent.

In der Krümmung der beiden Platten zeigt sich auch bis jetzt jener Gegensatz sehr gut, welcher auf die weitere Verdünnung noch schärfer wird.

Die Platten Nr. 3 und 4 werden sich im Wasser noch mehr als die vorerwähnten nach innen krümmen und im Zusammenhange mit dieser Eigenheit ist während des durch das Trocknen verursachten Krümmens eine ebenfalls sukzessive Vergrößerung des Krümmungsradius sichtbar, welche Vergrößerung derart anwachsen kann, daß die Platte endlich doch ganz gerade wird, schließlich sogar noch infolge seiner weiteren Krümmung auf die entgegengesetzte Seite übergeht.

In der II. Plattenreihe (Fig. 18 II) ist das 1. Glied mit dem 1. Gliede der I. Reihe identisch und auch deren Krümmungen sind identisch, jedoch zeigt sich schon vom 2. Gliede angefangen ein scharfer Gegensatz. Während nämlich die vorigen im Verlaufe des Trocknens ihre Krümmungen mit einer nach auswärts zu strebenden Bewegung verändert haben, nähern sich die letzteren beim Trocknen mit einer nach einwärts zu gerichteten Bewegung der anderen Grenze der Krümmungsamplitude.

Auf Grundlage der Vergleichung der Glieder der beiden Reihen kann noch folgendes festgestellt werden:

Die Krümmungsgrenzen der Platten von verschiedener Art und Dicke fallen nie zusammen; jede Platte besitzt ihren eigenen Bewegungsplatz, welchen die Verteilung der Quellungsfähigkeit der darin befindlichen Fasern bestimmt. Schon dieser Umstand ist ein genügender Beweis dafür, daß die Querschrumpfungsfähigkeit nach innen zu nicht gleichmäßig anwachsen kann, sondern auf irgendeine andere Weise verteilt ist.

Nach Vergleichung des Gesagten mit den auf dem darauf bezüglichen Bilde (Fig. 18) sichtbaren Kurven, kann man zwei Regeln aufstellen:

1. Das Streben nach Krümmung weist im äußeren und inneren Teile der Hartschicht eine entgegengesetzte Richtung auf.

2. Die Amplituden der Krümmungsveränderungen der äußeren Hälfte sind immer größer als die Amplituden der inneren (vgl. Fig. 18 I. *2* und II. *3*).

Die Verschiedenheit der Amplituden drückt die Differenz der Querquellungs- bzw. Querschrumpfungsfähigkeit der Fasern aus.

Daher ist der Sinn der zweiten Regel folgender:

Die Querschrumpfungsfähigkeit der Fasern schreitet vom äußeren Teil der Hartschicht durch eine plötzliche Hebung bis zum mittleren Teile, wo sie dann das Maximum erreicht und dann weiter nach innen fortschreitend abzunehmen beginnt. Das Abnehmen geschieht indessen nicht so rasch wie die Steigung, wodurch die Querquellungs- bzw. die Querschrumpfungsfähigkeit der innersten Fasern der Hartschicht nicht die größte, wie Zimmermann und Steinbrinck behaupteten, aber in jedem Falle größer ist als die der äußersten.

Die erste Regel darf man nie außer acht lassen, denn der Ort der maximalen Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit ist nur auf derselben festzustellen. Der Mangel der Versuche Steinbrinck's bzw. die aus diesen Versuchen gemachten fehlerhaften Folgerungen sind nur auf die Außerachtlassung dieser Regel zurückzuführen. Es wird daher nicht überflüssig sein, wenn ich im folgenden den Sinn der ersten Regel ein wenig deute.

Aus den Figuren der Krümmungen ist es ersichtlich, daß die Krümmung der aus dem äußeren $^2/_3$ dicken Teile der Hartschicht stammenden Platten (Fig. 18 II. *3*), die infolge Trocknens nach innen gerichtet ist, im Verlaufe der Quellung eine nach außen gerichtete Krümmung erleidet. Diese kann sich soweit steigern, daß die Platte nach der stufenweisen Geradestreckung ein nach der entgegengesetzten Richtung sich krümmende Gestalt annimmt.

Im Gegensatz hierzu vollziehen die den inneren Teil der Hartschicht enthaltenden Platten (Fig. 18 I. *2*, *3*, *4*) im Verlaufe der Quellung eine nach der ursprünglichen inneren Seite zu gerichtete Krümmung ohne Rücksicht darauf, ob die den Ausgangspunkt bildende Krümmung nach außen oder nach innen gerichtet war; diese letztere Eigentümlichkeit hängt nur davon ab, wie groß der Unterschied der Quellungsfähigkeit zwischen der äußeren und inneren Seite der Platte ist. Wenn dieser Unterschied groß ist, wie z. B. bei Vicia segetalis, so ist auch die Krümmungsamplitude groß und die beim Trocknen eintretende Krümmung wird nach außen, bei der Quellung dagegen sich nach innen neigen. — Wenn dagegen der Quellungsunterschied klein ist, wie bei Steinbrinck's Lathyrus odoratus, und auf Grund meiner Beobachtungen bei mehreren Lathyrus- und Caragana-Arten, so sind auch die Krümmungsamplituden sehr klein, und auch die Richtung der Krümmungen neigt sich derselben Seite zu. Während des Trocknens werden die Krümmungen nur ein wenig leichter. Übrigens kann man einen

analogen Fall auch in der Krümmungsreihe der Vicia segetalis sehen, wenn wir die Hartschicht an der Außenseite auf $^2/_3$ verdünnen (Fig. 18 I. *2*).

Die Krümmungen der vollständigen dicken Platten ergeben sich aus den Krümmungen der inneren und äußeren Hälfte. Infolge der entgegengesetzten Wirkung der beiden Hälften ist es klar, daß die eine die Wirkung der anderen schwächen wird, wodurch die Größe der resultanten Amplituden zwischen dem Wert der beiden komponenten Amplituden liegt. Und weil unter den letzteren im allgemeinen überall die Amplituden der äußeren Hälfte die größeren sind, so ist es verständlich, daß auch die Krümmungen der ganz dicken Platten in jedem Falle derjenigen des äußeren Teiles ähnlich sind und in gleicher Richtung mit ihnen vor sich gehen. Der Unterschied besteht nur in der Stärke der Krümmungen.

Wenn wir die Wirkung der einen oder anderen Komponente dadurch abschwächen, daß wir an der äußeren oder inneren Seite der vollständig dicken Platten auch immer ein wenig abschaben, so wird eine Änderung in der Krümmung eintreten, welche eine Abschwächung der Wirkung der verdünnten Seite bewirkt.

Durch diese einseitige Verdünnung können wir schließlich einen solchen Zustand erreichen, in welchem die Krümmungsamplitude das Maximum erreicht, ein sicheres Zeichen dafür, daß die Wirkung der entgegengesetzten Seite vollständig eliminiert ist.

Aus all diesen Erfahrungen folgt nun, daß die in der Hartschicht stattfindende Querkrümmung eine in zwei entgegengesetzten Richtungen wirkende Spannung auslöst. Die Krümmung neutralisiert indessen die Spannung nicht, sondern bringt sie nur ins Gleichgewicht, denn sowie durch irgendeine Einwirkung dies Gleichgewicht gestört wird, tritt auch in der Art und Weise der Krümmung eine Änderung ein.

Ich muß nun nur noch die Rolle, die Steinbrinck's Theorie in der Literatur spielte, erwähnen.

Dies scheint auf den ersten Blick überflüssig; ein Rückblick ist jedoch in verschiedener Beziehung wichtig, denn er berührt solche Fragen, welche auf Steinbrinck's Theorie aufgebaut sind.

Als Zimmermann den gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen der Quellungsfähigkeit der Zellwand und den optischen Erscheinungen erkannte, wählte er zu seinen Studien solche Objekte, deren hygroskopische Eigenschaften schon nach jeder Richtung hin bekannt waren [12]) (pag. 535), deren Kenntnisse demnach unzweifelhaft richtig waren. Unter seine Objekte nahm er auch die Hülsenfrüchte (Caragana,

Lotus corniculatus) auf, deren Quellungsmechanismus er schon früher selbst studiert hatte[10]) (pag. 567), welchen indessen Steinbrinck teilweise im Gegensatz zu Zimmermann endgültig feststellte.

Die Daten der optischen Untersuchungen erklärt er vollständig auf Grund der Theorie Steinbrinck's.

Es ist nicht notwendig, mich in die Details dieser optischen Eigentümlichkeiten einzulassen, sondern ich will nur bemerken, daß diese bahnbrechenden Arbeiten Zimmermann's wenigstens in bezug auf die Hülsenklappen einer Revision bedürfen, denn er ist von unrichtigen Grundsätzen ausgegangen.

In neuerer Zeit hat sich Steinbrinck[21]) mit solchen Untersuchungen beim Studium des hygroskopischen Verhaltens der Jerichorose befaßt. In jedem einzelnen Falle bemüht er sich, den Zusammenhang zwischen der Richtung der Porenlage und den verschiedenen Interferenzfarben nachzuweisen. In dem Beweise kommt auch bei ihm[21]) (pag. 483) die bei den Hülsen der Papilionaceen beobachtete stufenweise Querschrumpfung vor und damit zusammenhängend auch die stufenweise Änderung der Porenlage; die schon längst festgestellt worden sind[11]) (pag. 274).

Auf diese Erfahrungen gestützt, glaubt er auch die Übergangsstufen zwischen den Additions- und Subtraktionsfarben, die unter dem Polarisationsmikroskop erscheinen, feststellen zu können, was er dann auch bei Carlina acaulis anwenden will.

Vorläufig habe ich an den erwähnten Objekten keine eingehenderen optischen Untersuchungen vollzogen, aber ich bin vollkommen überzeugt, daß die alte falsche Grundtheorie nicht nur dazu beigetragen hat, das optische Verhalten der Hülsenfrüchte zu mißdeuten, sondern auch wahrscheinlich dies Entstehen weitergreifender Ansichten gefördert hat, und ich glaube, daß es der Mühe wert sein würde, mit der Revision dieser optischen Versuche, auf dem neuen Grundprinzip basierend, sich zu befassen.

Nicht von so großer Bedeutung, aber ebenfalls beachtenswert ist die Rolle des Prinzips, der nach innen stufenweise zunehmenden Quellungsfähigkeit der Hartschicht, das wir in einer anderen Arbeit Steinbrinck's[14]) (pag. 402) finden. Hier widerlegt er die Behauptung Leclerc du Sablon's[13]) (pag. 97), daß die Dicke der Zellwand in geradem Verhältnis zur Schrumpfungsfähigkeit steht. Zur Widerlegung dieser Behauptung führt er die Hartschicht der Hülse von Lathyrus odoratus an, bei welcher er in der eben erwähnten Arbeit[11]) (pag. 272) nachgewiesen hat, daß die Fasern nach innen zu stufenweise dünner

werden und damit im Zusammenhang auch die Querschrumpfungsfähigkeit nach innen zu stufenweise wächst.

Der erste Teil der Widerlegung, welcher die auf die Dicke bezüglichen Beobachtungen enthält, entspricht der Wirklichkeit, aber der letztere Teil, wie ich schon oben nachgewiesen habe, ist nicht richtig; so daß es ihm also nicht vollständig gelungen ist, das Gegenteil der Behauptung Leclerc du Sablon's zu beweisen.

### b) Der Sitz der maximalen Längsschrumpfungs- und Längsquellungsfähigkeit der Fasern in der Hartschicht.

Die Verteilung der in Längsrichtung wirkenden Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit der Fasern ist ebenso wie die der querliegenden, nicht gleichmäßig. Als Sitz des Maximums bezeichnet Steinbrinck[18])

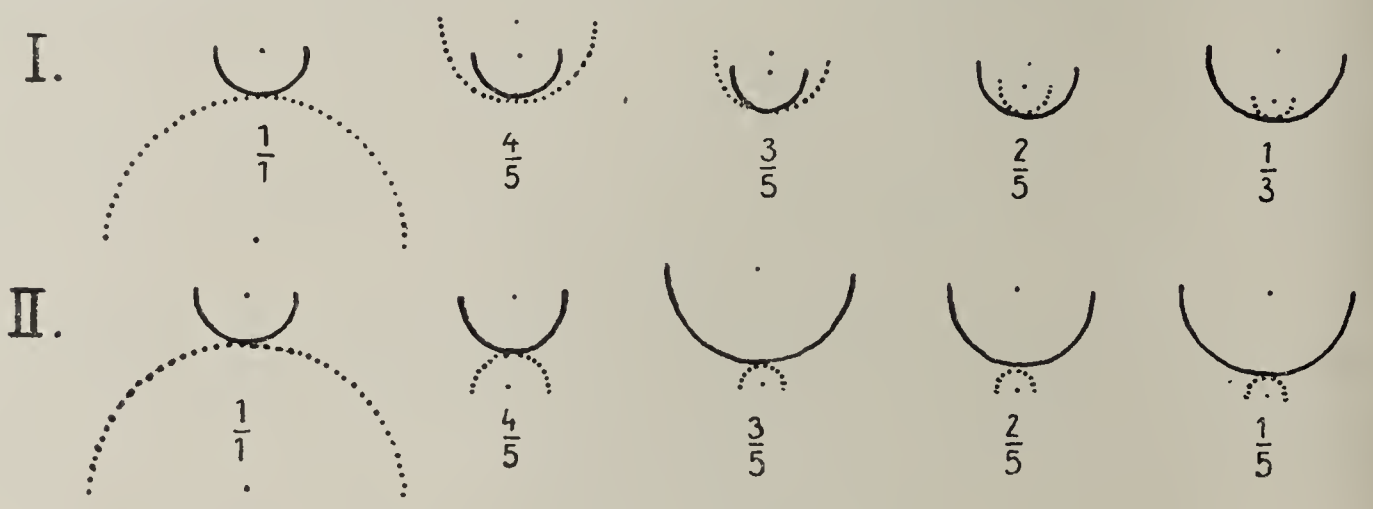



Fig. 19. Die Krümmungsamplituden der Längsplatten von der Hartschicht. Die Bruchzahlen drücken die relative Dicke aus. Die Schrumpfungskrümmungen sind mit punktierten Halbkreisen, die Quellungskrümmungen mit Linienhalbkreisen bezeichnet.

(pag. 389) die an der Außenseite der Hartschicht befindlichen Fasern. Nach einwärts zu wird diese Fähigkeit sukzessive immer geringer.

Zu deren Studium dienen mit den Fasern parallel ausgeschnittene Platten, die sogenannten Längsplatten, welche wir geradeso wie die Querplatten von jeder Seite besonders und in verschiedenen Massen verdünnen.

Die Fig. 19 stellt die Krümmungen der beiden Reihen der auf diese Weise angefertigten Platten dar. Das 1. Glied aller beiden Reihen drückt die Krümmungen der Platte von totaler Dicke aus. Danach folgen die an ihrer Außenseite verdünnten Platten der I. Reihe, in der II. Reihe aber jene, welche an ihrer Innenseite verdünnt wurden. Unter jedem Gliede aller beider Reihen drückt je eine Bruchzahl die relative Dicke aus.

In bezug auf die für den folgenden Abschnitt vorbehaltene Begründung kann ich schon hier erwähnen, daß die beiden Reihen der die Grundlage dieses Studiums bildenden Längsplatten aus den Klappen ein und derselben Seite des Perikarps angefertigt werden müssen, weil, wie ich das im folgenden Abschnitte erörtern werde, sich zwischen den zwei Seiten wesentliche Verschiedenheiten zeigen. So wurden die gesamten Glieder der auf der Fig. 19 dargestellten beiden Reihen aus der Hartschicht der rechtsseitigen Klappen angefertigt.

Die sich auf die Krümmungen beziehenden allgemeinen Bemerkungen habe ich schon bei der Erörterung der Querplatten eingehend ausgesprochen und halte daher deren neuerliche Wiederholung als überflüssig. So übergehe ich auch die detaillierte Beschreibung der Krümmungen, weil wir uns auf der Fig. 19 leicht orientieren können. Es bleibt daher nichts anderes übrig, als daß ich von den Resultaten allein Rechenschaft ablege.

Aus dem im Verlaufe des Trocknens und der Befeuchtung auftretenden Krümmungen kann man klar ersehen, daß die Verteilung der Längsquellungs- bzw. der Längsschrumpfungsfähigkeit keine gleichmäßige ist. Die Platte von totaler Dicke krümmt sich bei der Befeuchtung im Wasser sanft nach innen zu, welche Krümmung im Verlaufe des Trocknens stetig schwächer wird und schließlich durch die gerade auf die entgegengesetzte Seite übergeht. Damit die anderen Fälle vergleichend, werden wir ersehen, daß die Krümmungsamplituden der I. Reihe kleiner, die der II. Reihe größer sind und in allen beiden Reihen überhaupt kleiner als die Krümmungsamplituden der Querplatten sind.

Aus der Vergleichung der letzteren folgt, daß die Differenz zwischen dem maximalen und minimalen Werte der Längsquellungs- bzw. Längschrumpfungsfähigkeit kleiner ist, als welche wir in der Querrichtung gefunden haben.

Auch die Art der Verteilung ist abweichend. Das Minimum gelangt in die Mittelgegend der Hartschicht; das Maximum plaziert sich an der Außenseite der Hartschicht, d. h. der Sitz der maximalen Querschrumpfung fällt zugleich, wenn auch nicht ganz genau, jedoch mit dem Sitz der minimalen Längsschrumpfung zusammen. Die minimale Querschrumpfung gelangt ebenfalls mit der maximalen Längsschrumpfung auf denselben Platz.

Die Skala der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit zeigt daher der Längsrichtung der Fasern gemäß die folgende Form:

Vom an der Außenseite befindlichen Maximum einwärts bis zum Minimum in der Mittelgegend ist ein starker Fall wahrzunehmen. Vom Minimum einwärts zeigt sich eine schwache Steigung.

Das Vorhandensein des Minimums in der Mittelgegend offenbart sich nicht in einer solchen überzeugenden Weise, wie das in der Querrichtung auftretende Maximum; erstens, weil die Platten der innerseitigen Fasern verhältnismäßig sehr geringe Krümmungsamplituden besitzen (Fig. 19 I. *4*, *5*) und zweitens, weil die Krümmungen der aus den linksseitigen Klappen angefertigten Platten sich von diesen unterscheidend, zu einer widersprechenden Voraussetzung führen. In der I. Reihe der rechtsseitigen Platten nehmen das 4. und 5. Glied im befeuchteten Zustande eine sanft nach einwärts zu ziehende Krümmung an (Fig. 19 I. *4*, *5*), welche Krümmung infolge des Trocknens größer wird (Fig. 19 I. *4*, *5*), d. h. ein deutliches Anzeichen weist darauf hin, daß sich das eben erwähnte Minimum in die Mittelgegend hinzieht. An der linken Seite verhält sich die Sache aber nicht so. Dort ist die Befeuchtungskrümmung stärker wie die Trockenkrümmung. Nur die im folgenden Abschnitte zu erörternden Krümmungsverschiebungen bieten erst eine genügende Aufklärung von dem widersprechenden Verhalten der linken Seite.

Die bei den Querkrümmungen festgestellten hygroskopischen Regeln sind auch hier gültig.

1. In den äußeren und inneren Partien der Hartschicht weist die Krümmungsbestrebung eine entgegengesetzte Richtung auf.

2. Die Amplituden der Krümmungsänderungen des äußeren Teiles sind immer größer als die des inneren.

Die Krümmungen der Platten von totaler Dicke setzen sich auch hier aus den Krümmungen der äußeren und inneren Hälfte zusammen. Die Wirkung des einen wird die der anderen schwächen und so gilt auch hier die Regel, daß die resultierenden Krümmungen den stärkeren Komponenten entsprechend, d. h. den Krümmungen des äußeren Teiles entsprechend, vor sich gehen. Und schließlich können wir auch auf die Längskrümmungen anwenden, was wir für die Querkrümmungen schon genügend hervorgehoben haben, daß die Krümmung eine nach zwei Richtungen wirkende Spannung auslöst. Die Krümmung neutralisiert indessen die Spannung nicht, sondern bringt sie nur ins Gleichgewicht. Die Störung derselben bewirkt eine Veränderung der Krümmung.

### c) Die Torsion.

Die Beschreibung der Eindrehung der Klappen kann man in den Arbeiten zahlreicher Autoren finden, am besten und in der bestimmtesten Form bei Eicholtz[17]) (pag. 555) und Steinbrinck[18]) (pag. 389), nach denen diese Krümmung nichts anderes ist als eine „reine Querkrümmung". Die Torsion selbst nur scheinbar.

Die Querkrümmung ist auf die Richtung der Fasern bezogen; die Achse ist eine mit den Fasern parallel gedachte Linie.

Wenn wir die vollständig tordierten Klappen beobachten, so werden wir die genannte Charakteristik als richtig erkennen, denn dort ist die Krümmungsachse beinahe parallel mit den Fasern.

Wenn wir indessen nicht nur die Endstadien der Torsion beobachten, sondern auch deren ganzen Verlauf, so müssen wir die obige Charakteristik als verfehlt bezeichnen. Eine gute können wir nur so geben, wenn wir den ganzen Vorgang von Anfang bis zu Ende beschreiben.

Die Klappen besitzen, wie ich schon im entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt erwähnt habe, infolge des Wachstums der Samen schon vor dem Aufspringen der Frucht kleinere oder größere Krümmung, deren Achse mit der Längsachse der Hülse zusammenfällt. Bei einer solchen Gestalt der Klappen ist eine Krümmung, die um eine mit den Fasern parallel fixierte Achse stattfindet, unmöglich, denn die Klappen müßten sich sodann auf einmal zu einer flachen Platte ausbreiten. Dies tritt jedoch nicht ein. Die Eindrehung muß also so stattfinden, daß sie den Widerstand nicht auf einmal, sondern stufenweise, und dadurch leichter überwinden kann. So sehen wir dies bei der künstlichen Torsion der feuchten Klappen, aber gerade derselbe Vorgang spielt sich auch bei der natürlichen Torsion ab, wo man die stufenweise Gradstreckung der Fasern beobachten kann. Dies letztere hat seinen Grund darin, daß ihre Richtung während des Torsionsprozesses einen stufenweise immer kleineren Winkel mit der Krümmungsachse bildet, welcher indessen nie $0^0$ erreicht.

Der Verlauf der Torsion ist auch in der isolierten Hartschicht derselbe.

Schon nach dieser flüchtigen Charakteristik der Torsion können wir behaupten, daß die Torsion der Klappen nicht eine „reine Querkrümmung" ist, also nicht nur eine scheinbare, sondern wirkliche Torsion.

Die isolierte Hartschicht selbst vollbringt während der Torsion dieselben Bewegungen wie die vollständige Klappe, so daß wir deshalb die Torsion an der Hartschicht studieren müssen.

In der Torsion der Hartschicht vollführen die Fasern in den früheren Abschnitten beschriebene krümmende Bewegungen; und hier dominiert die Querkrümmung. Die Längskrümmung ist viel schwächer, denn die durch die Querkrümmung entstandene Spannung wirkt auf sie hemmend ein. Aber andererseits wird auch die Querkrümmung nicht vollständig, denn während das Bestreben der Längskrümmung überwunden wird, hat diese ihre Aktivität noch nicht eingebüßt und wirkt infolgedessen als eine ständige, das Gegengewicht haltende Kraft. Die Krümmungen können daher nicht bis zu dem Stadium gelangen, welches wir auf den Platten beobachtet haben (Fig. 18 u. 19).

Eben dasselbe sehen wir auch in den Krümmungsverschiebungen, welche den Charakter der Torsion ausmachen. Unter Krümmungsverschiebungen müssen wir jene Eigenheit verstehen, laut welcher die gesamten Krümmungen nicht in einer konstanten Ebene, sondern in einer sich fortwährend verändernden Ebene vor sich gehen. Die weiter unten folgenden Forschungen überzeugen uns davon, daß die Krümmungsverschiebungen in den Platten bedeutend besser zum Ausdruck gelangen als in der Gesamthartschicht oder in der vollständigen Klappe, d. h. die Gesamtwirkung zwingt auch die Krümmungsverschiebungen in engere Grenzen.

Die Feststellung der Krümmungsverschiebungen bei den Platten steht im Wiederspruch mit den Untersuchungen Zimmermann's [10] (pag. 567) und Steinbrinck's [6] (pag. 16 u. 17) [18] (pag. 389), die sich mit dieser Frage besonders befaßten. Aber weil sie diese Tatsache mit ihrem schon erwähnten Grundprinzip nicht in Einklang hätten bringen können, erwähnten sie bei der Beschreibung ihrer Versuche immer nur die in einer konstanten Ebene stattfindenden Krümmungen. Die Wirklichkeit steht mit den Beobachtungen dieser beiden Forscher im Widerspruch.

Die bei der Torsion der vollständigen Hartschicht erwähnten Krümmungsverschiebungen können nicht durch die hemmenden Wirkungen, die auf dem gemeinsamen Mechanismus der Fasern beruhen, bewirkt werden, denn gerade dieselben Verschiebungen kommen in noch größerem Maße auch auf den verschiedenen plattenförmigen Teilen der Hartschicht zustande, einzig aus dem Grunde, weil auf diesen die zweierlei (Längs- und Quer-)krümmungen, da ja die Breite der Platte nicht mehr in Betracht kommt, voneinander getrennt, ohne jede Gegenwirkung zum Ausdruck gelangen.

Einen Vergleich der Krümmungsverschiebungen der Platten können wir nur bei solchen anstellen, welche aus der Hartschicht der Klappe

von ein und derselben Seite hergestellt worden sind. Zu ihrem Studium diene Lathyrus plathyphyllus, dessen lange und breite Klappen sehr geeignet sind, um lange Platten genau herauszuschneiden. Die größtmögliche Vergrößerung der Länge der Platten ist beim Beobachten der Krümmungsverschiebungen wichtig, denn bei einer größeren Länge treten auch die Torsionserscheinungen in verstärktem Maße hervor. Auch wenn man den Rand der Klappen entfernt, so bleiben die Platten demnach noch 1 cm lang.

Der Winkel der Krümmungsverschiebung ergibt sich aus der Bestimmung der Krümmungsachse des feuchten und trockenen Zustandes. Die Lage der Achse können wir durch das Projizieren der stärksten Krümmungsebene bestimmen, dann zeichnen wir diese in das Schema der Klappen ein, in welchem nur die Rücken und Bauchnahtlinie, ferner die Richtung der Fasern bezeichnet ist. Das Schema stellt die Klappen derartig dar, daß ihre innere konkave Seite nach aufwärts und die äußere konvexe Seite nach abwärts gerichtet ist (Fig. 21).

Fig. 20. Lathyrus plathyphyllus Retz. Torsion der Hülsenklappen. Rechts die Klappe von der rechten Seite und links die der linken Seite.

Vor allen Dingen betrachten wir die Krümmungen der vollständig dicken Platten. Die verschiedenen Stufen der Krümmungen habe ich schon im früheren speziellen Teile eingehend behandelt, nur die Verschiebungen habe ich nicht in Betracht gezogen.

Die Längsplatten sind in mit Wasser durchfeuchtetem Zustande beinahe von gleicher Gestalt, wie bei dem noch nicht aufgesprungenen Perikarp; ein Unterschied besteht nur darin, daß die Krümmungsachse mit der Längsachse der Klappen nicht paralell ist, sondern sich nach vorwärts beugt gegen die Rückennahtlinie. Beim Trocknen bewegt sich die Krümmungsachse auf der rechten Seite übereinstimmend, auf der linken Seite entgegengesetzt mit dem Zeiger der Uhr, welcher Umstand auf der rechten Seite der sich rechtsdrehenden, auf der linken Seite der sich linksdrehenden Torsion entspricht. Die Lage der Krümmungsachsen auf der rechten und linken Seite und ihre Verschiebungen sind symmetrisch; daß das wirklich so ist, davon können wir leicht überzeugt sein durch die die Torsion der Klappen abbildende Fig. 20, auf welcher klar ersichtlich ist, daß die Klappe von der rechten Seite sich nach rechts und die der linken Seite sich nach links dreht.

In der Klappe kann man den folgenden Grad dieser Verschiebungen beobachten.

Die Krümmungsachse ist vor dem Aufspringen mit der Längsachse der Hülse parallel. Im Verlaufe der Torsion bildet sie mit der Richtung der Fasern einen stufenweise immer kleiner werdenden Winkel und schließlich bleibt sie ungefähr auf der Stufe stehen, wie man das auf den Querplatten beobachten kann. Infolge des Stillstandes stockt die Längskrümmung und so hat auch die weitere Verschiebung keine Fortsetzung.

Aus diesen kurz skizzierten Vorgängen ist es ersichtlich, daß die Krümmung der Platten nicht in einer bleibenden Ebene, sondern in einer fortwährend sich ändernden Ebene vor sich geht. Auf Grund dessen können wir also eigentlich nicht einmal von einer reinen Querkrümmung oder Längskrümmung reden, höchstens nur in einem solchen Sinne, daß die Krümmungsverschiebungen in der Nähe der Quer-

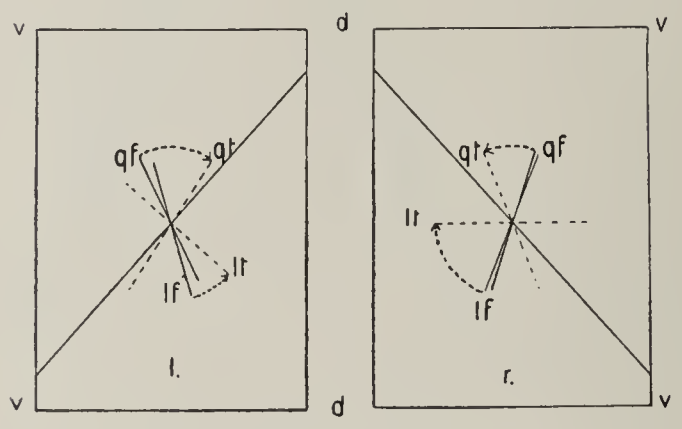



Fig. 21. Die Krümmungsverschiebungen der krümmenden Hartschichtplatten. *l* ein Stück der linksseitigen, *r* der rechtsseitigen Klappe; *v—v* die Bauchnahtränder, *d—d* die Rückennahtränder der Klappen; *lf* die Lage der Krümmungsachse bei der feuchten Krümmung der Längsplatten, *qf* die der Querplatten; *lt* die Lage der Krümmungsachse bei der Trockenkrümmung der Längsplatten, *qt* die der Querplatten. Die längste schräge Linie zwischen den Klappenrändern bezeichnet die Richtung der Fasern.

bzw. Längsrichtung vor sich gehen. Mitunter ist die Abweichung der Krümmungsebene von den genannten Richtungen so groß, daß es richtiger ist, wenn wir von Krümmungen, welche auf Längs- und Querplatten erscheinen, sprechen, als wenn wir Quer- und Längskrümmungen erwähnen. Um so mehr behauptet sich dies dann, wenn wir auf der Fig. 21 beobachten, daß die Krümmungsebenen der beiden Platten weder bei der Befeuchtung noch beim Trocknen aufeinander vertikal stehen, aber noch besser können wir dies bei der Erörterung der Krümmungsverschiebungen von verdünnten Platten sehen.

Darnach können wir es wirklich sicher wissen, ob die die Krümmungen verurssachenden Quellungsdifferenzen eine genaue Quer- oder Längsrichtung besitzen oder ob sich vielleicht auch deren Ebene in dem Sinne verändert, wie sich die Krümmungsebenen verändern.

Die Antwort können wir auf diese Frage nur dann geben, wenn es entschieden wird, ob das Torsionsstreben in den Fasern selbst vorhanden ist oder ob diese ganze Erscheinung ihre Ursache in der schon erörterten Verteilung der in den Faserwänden befindlichen Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit besitzt. Aus diesem Grunde müssen wir nachforschen, ob die Fasern ein aktives Torsionsstreben besitzen.

Die Torsion könnten wir auch ohne diese Annahme erklären, weil die Verteilung der Schrumpfungs- bzw. Quellungsfähigkeit der Fasern den Anforderungen der Torsion entspricht. Die Abweichung zeigt sich nur darin, daß, während sich in tordierenden zylindrischen Körpern das Maximum der Schrumpfungsfähigkeit um die Mittelachse in der Mitte plaziert und dieses von allen Seiten weniger zusammenschrumpfende Partien umgeben [Zimmermann[10])], in der Hartschicht der Hülse hingegen dieses Maximum eine ganze breite Fläche einnimmt, auf deren beiden Seiten das Minimum lagert, welches an der Innenseite nicht so klein als an der Außenseite ist. Dieser Unterschied ist jedoch nicht so tiefgehend, daß er eine Möglichkeit der Torsion nicht erlauben würde.

Es versteht sich von selbst, daß die Torsion derartiger Körper, wie es auch die der Hartschichten sind, sich von der allgemein als Torsion angenommenen Bewegung unterscheiden, weil hier den Hauptcharakter der Bewegung die starke Krümmung bietet, die die Torsion charakterisierende Eigenschaft aber nur als Krümmungsverschiebung zum Ausdruck bringt.

Aus der Verteilung der Längsschrumpfungsfähigkeit kann man aber die Torsion schon nicht mehr so leicht ableiten, weil das Maximum nicht in die Mitte, sondern auf die Außenseiten fällt; in der Mitte sitzt das Minimum. Auf dieser Grundlage könnte infolge des Trocknens nur eine negative Torsion zustande kommmen. Die positive Torsion würde die Quellung im Wasser auslösen. Damit im Gegensatz ist die Torsion der Querschrumpfungs- und Quellungsfähigkeit beim Trocknen positiv und auf die Befeuchtungswirkung negativ.

Ist es aber notwendig, daß wir den Grund der Gesamttorsion der Hartschicht unbedingt in der Verteilungsweise der Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit, welche der Quer- und Längsrichtung der Fasern gemäß ist, suchen? Schließlich könnte sich doch jemand finden, der sagen könnte: ja, auch auf diese Weise kann man die Torsion ableiten, jedoch betrifft diese Torsion nur die Quer- und Längsplatten, nicht

aber die Gesamthartschicht. Wir müssen daher untersuchen, ob mit der Längsachse der Hülse in paralleler Richtung die soeben hervorgehobene, in der Mitte liegende maximale Schrumpfungsfähigkeit zur Geltung gelangt.

Nachdem wir aus der in schon bekannter Weise hergestellten äußeren und inneren Hälfte der Hartschicht parallel mit der Längsachse der Hülse gestreckte schmale rechtwinklige Parallelogramme angefertigt haben, können wir auch diese Frage entscheiden, nur müssen wir darauf achten, daß wir die Krümmungsamplituden und die Richtung ihrer Veränderung im trockenen und befeuchteten Zustande mit Aufmerksamkeit verfolgen.

Von der detaillierten Beschreibung dieser Versuche kann ich vielleicht absehen, weil ich vieles wiederholen müßte, was ich in den vorhergehenden Abschnitten mit großer Ausführlichkeit bekannt gemacht habe. Unserem Zwecke entspricht die Kundgebung der Resultate vollständig.

Alle Plattenkrümmungen sprechen dafür, daß in der Richtung der Längsachse der Hülse jene Verteilungsweise der Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit zur Geltung gelangt, welche ich der Faserquerrichtung gemäß festgestellt habe; die andere, d. h. die Wirkung der in der Längsrichtung der Fasern nachgewiesenen Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit fällt nicht auf. Die Krümmungen sind daher derartig, daß beim Trocknen sich die innere Hälfte der Hartschicht nach auswärts und die äußere Hälfte nach einwärts zu krümmen bestrebt. Auf der Befeuchtung bewegen sich beide Hälften in entgegengesetzter Richtung. Ein erwähnenswerter Umstand ist auch noch, daß die Plazierung der Krümmungsachsen in entschiedener Beziehung zu der auf den Querplatten zeigenden Plazierung steht, worüber noch hauptsächlich in der folgenden Erörterung die Rede sein wird.

Auf diese Weise kann man die Gesamttorsion der ganzen Hartschicht als die Folge der Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit auffassen, ohne daß wir auch an das aktive Torsionsstreben der Fasern denken müßten, und so scheint es auf den ersten Blick als nicht wahrscheinlich, daß die in dieser Richtung bewerkstelligten Forschungen zu einem positiven Resultate führen könnten.

Zimmermann[10]) (pag. 567) hat schon lange behauptet, daß die Fasern kein aktives Torsionsbestreben besitzen, aber seine Beobachtungen sind, wie ich oben schon erwähnt habe, erstens nicht genau und zweitens

hat er schon auch auf Grund seiner früheren Versuche, die Torsion betreffend, nur negative Erfolge erreichen können.

Um die Frage endgültig entscheiden zu können, bietet das Verhalten der vollständig dicken Platten eine nicht genügend bestimmte Grundlage, denn wir haben schon gesehen, daß die auf ihnen beobachteten Krümmungsverschiebungen auch aus der Verteilung der Schrumpfungs- bzw. Quellungsfähigkeit genügend zufriedenstellend erklärt werden können. Es ist daher notwendig, daß wir die Platten auch in ihrem verdünnten Zustand untersuchen. Die Verdünnung vollziehen wir nicht nur an der äußeren, sondern auch an der inneren Seite.

Die nur mit einem $^1/_4$—$^1/_5$ ihrer ganzen Dicke verdünnten Platten zeigen dieselben Krümmungsverschiebungen, wie die ganz dicken Platten. Wenn wir dagegen die Verdünnung so auf der inneren wie auf der

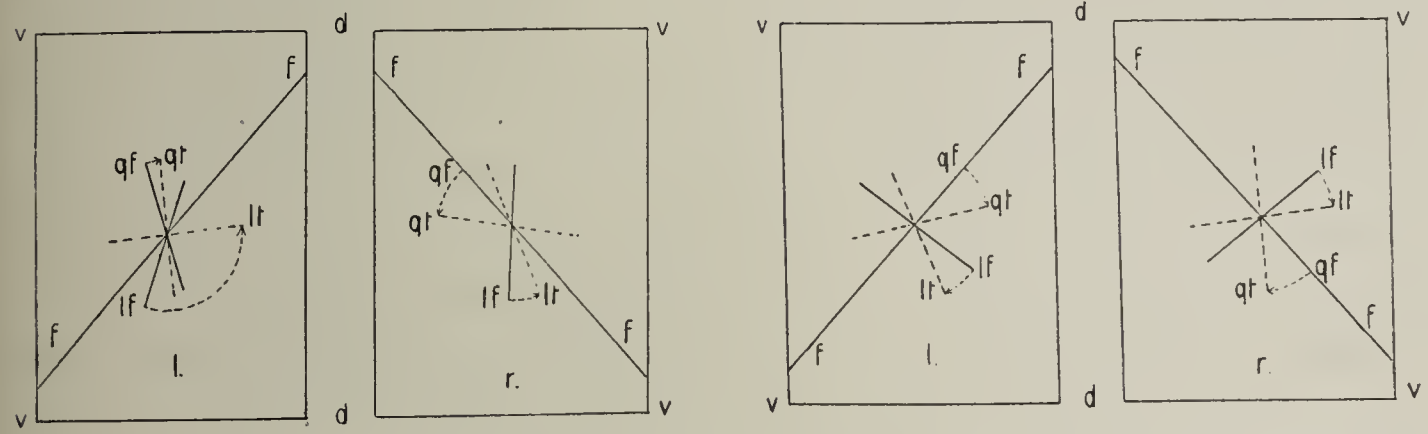



Fig. 22 u. 23. Die Krümmungsverschiebungen der krümmenden Hartschichtplatten. *l* ein Stück der linksseitigen, *r* der rechtsseitigen Klappe; *v*—*v* die Bauchnahtränder, *d*—*d* die Rückennahtränder der Klappen; *f*—*f* die Richtung der Fasern; *lf* die Lage der Krümmungsachse bei der feuchten Krümmung der Längsplatten, *qf* die der Querplatten; *lt* die Lage der Krümmungsachse bei der Trockenkrümmung der Längsplatten, *qt* die der Querplatten.

äußeren Seite weiter fortsetzen, so finden wir wesentlichen Unterschied. Dieser Unterschied ist desto schärfer, umso dünner die Platte ist. Diejenigen Längsplatten, welche aus dem inneren Teile der Hartschicht entnommen sind und der ganzen Dicke nur $^1/_4$—$^1/_3$ Teil aufzeigen, ja sogar weniger auch diejenigen, die $^1/_2$ Dicke haben, erleiden folgende Krümmungsverschiebungen:

Die Verschiebung der Krümmungsachse beim Trocknen geschieht an beiden Seiten in entgegengesetzter Richtung mit dem Uhrzeiger, also die zwei Verschiebungen sind nicht symmetrisch. Mit Worten ist es schwer, genau die Richtung der Krümmungsachsen abzuschreiben, und deshalb verweise ich auf die Fig. 22, wo auch noch das auffallend ist, daß die Verschiebung der Längsplatten von der linken Seite dreimal so groß ist wie die von der rechten Seite.

Hier muß ich ein wenig verweilen, um im Sinne der im vorhergehenden Abschnitte gegebene Berufung in bezug auf die Verteilung der Längsquellungs- und Schrumpfungsfähigkeit ergänzende Erklärungen bieten zu können.

Die Verschiebung der Krümmungsachsen entspricht auf beiden Seiten der sich nach links drehenden Torsion, und in dem die Platte von der rechten Seite schon im befeuchteten Zustande so eine Form hat, wie wenn die nach linksdrehende Torsion gelitten hätte, ist selbstverständlich, daß diese Platte beim Trocknen sich noch weiter, auch noch nach links drehend, ihre Krümmung verstärkt. Ganz anders ist die Sache mit der linksseitigen Platte. Bei dieser hat die Krümmung infolge der Befeuchtung so eine Richtung, welche der Rechtsdrehung entspricht. Beim Trocknen macht die Krümmungsachse infolge der sich linksdrehenden Torsion die vorher erwähnte große Verschiebung; zwischen derselben ist ein Stadium, wo die Krümmungsachse parallel mit der Querrichtung der Fasern ist. Die Stärke der Krümmung ist bis zu diesem Punkt abnehmend, wenn aber beim Trocknen die sich linksdrehende Torsion weitergeht, stärkt sie sich wieder so weit, bis die Krümmungsachse auf der Fig. 22 *lt* bei der bezeichneten Grenze nicht stehen bleibt; endlich wird sie doch kleiner wie die Befeuchtungskrümmung, d. h. dieser Umstand möchte das beweisen, daß die minimale Längsschrumpfungsfähigkeit der Fasern in der linksseitigen Klappe bei den innersten Zellreihen ist, während sie sich auf der rechten Seite in die mittleren Zellagen der Hartschicht stellt.

Meiner Ansicht nach ist diese Abweichung nur eine scheinbare und dem Umstande zuzuschreiben, daß die Torsion der Platte nicht jene Symmetrie verfolgt, welche in anderer Hinsicht zwischen der rechts- und linksseitigen Hälfte des Perikarps besteht. Nach dieser kurzen Abweichung nehme ich wieder den Faden meiner Erörterung auf.

Unabhängig von den Längsplatten spielt sich die Krümmungsverschiebung der Querplatten ab. Die Verschiebungen sind die Folge auf der linken Seite der sich rechtsdrehenden, und auf der rechten Seite der sich linksdrehenden Torsion (Fig. 22 *qf*—*qt*).

Den anderen Teil des Versuches machen wir mit solchen Platten, welche man durch Abkratzen der inneren Seite der Hartschicht abschmälert.

Diejenigen Längsplatten, welche beiläufig nur halb so dick sind oder noch dünner sind als die vollständig dicken, zeigen der sich rechtsdrehenden Torsion entsprechende Krümmungsverschiebungen, und zwar

auf der rechten wie auf der linken Seite. Die Amplituden der Krümmungen sind viel größer, die Krümmungsverschiebungen dagegen viel kleiner wie die vorher erwähnten Längsplatten. Diese letztere Eigentümlichkeit können wir besonders gut sehen bei den $^1/_2$—$^1/_3$ dicken Längsplatten, welche, könnte man sagen, sich in der Querrichtung der Fasern fixierter Achsen ohne Verschiebungen krümmen, aber die Längs- und Querplatten von $^1/_4$ Dicke erleiden Verschiebungen, welche auf beiden Seiten der sich rechtsdrehenden Torsion entsprechen (Fig. 23).

Diese nur kurz beschriebenen Versuche beweisen unzweifelhaft das aktive Torsionsbestreben der Fasern. Aus diesen Versuchen ist es unzweifelhaft ersichtlich geworden, daß die Gesamttorsion der Hartschicht nicht übereinstimmt mit der Torsion der Teile. Die Krümmungsverschiebungen der aus dem äußeren Teile genommenen Längsplatten entsprechen auf beiden Seiten der sich rechtsdrehenden, die aus dem inneren Teile aber der sich linksdrehenden Torsion, während die Gesamttorsion auf der rechten Seite rechtsdrehend, auf der linken Seite linksdrehend ist.

Daraus folgt, daß die aktive Torsion der Fasern in der Gesamttorsion überhaupt keine Rolle spielt, wenn eine andere Erfahrung diese Annahme nicht schon von vorn herein ausschlösse.

Es muß das Verhalten der Krümmungsverschiebungen in der Richtung der Hülsenlängsachse untersucht werden, so wie ich das auch bezüglich der Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit getan habe; aus der Hartschicht habe ich mit der Längsachse der Hülse parallel gestreckte schmale Platten angefertigt, in welchen die Hartschicht entweder in ihrer totalen Dicke oder nur in der ungefähren Hälfte ihrer Dicke vertreten war. Abgesehen nun von der Richtung der Krümmungen, bin ich bezüglich der Krümmungsverschiebungen zu folgenden Resultaten gelangt:

Die Platte von totaler Dicke bewerkstelligt im großen und ganzen ihre Torsion in einer eben solchen Weise, wie wir das an der Klappe wahrnehmen können. Die äußere Partie der Hartschicht krümmt sich sozusagen ohne Krümmungsverschiebung in jenem Sinne, wie das der Torsion der Klappe entspricht, die innere Partie hingegen krümmt sich mit einer gut wahrnehmbaren Krümmungsverschiebung auf die der äußeren Partie entgegengesetzten Seite. Die Verschiebungen der inneren Partie verraten beim Trocknen auf der linken Seite eine rechtsdrehende Torsion. An der rechten Seite aber zeigen sich die Anzeichen einer

linksdrehenden Torsion. Die aktive Torsion ist daher an beiden Seiten ein Gegensatz der Gesamttorsion, d. h. das aktive Torsionsbestreben der Fasern des inneren Teiles der Hartschicht spielt in der Gesamttorsion der Hartschicht als hemmende Kraft eine Rolle. Der äußere Teil der Hartschicht bringt hauptsächlich seine krümmende Wirkung zur Geltung, welches Bestreben so groß ist, daß diesem gegenüber die in entgegengesetzter Richtung krümmende Wirkung des inneren Teiles mit seiner aktiven Torsion zugleich zu verschwinden scheint. Die aktive Torsion des äußeren Teiles ist dort, wo sie in maßgebender Größe nachweisbar ist, mit der Richtung der Gesamttorsion übereinstimmend drehend.

Nachdem ich die Hauptvorgänge, die sich im Torsionsmechanismus der Hartschicht abspielen, dargestellt habe, kann ich es nicht unterlassen, auch einige Bemerkungen, die Torsion der vollständigen Klappen betreffend, zu machen; ihre Beschreibung kann mit wenig Worten erledigt werden, da sie sich sozusagen in gar nichts anderem von der Hartschicht unterscheidet, als darin, daß die Krümmungen stärker sind. Steinbrinck's[6]) (pag. 17) bekannte Auffassung von der äußeren Epidermis beruht auf einer Verkennung des Mechanismus der Torsion, denn wenn die Konstruktion der Hartschicht sämtliche Bedingungen zur Torsion in sich trägt, so kann der äußeren Epidermis nur eine akzidentale Funktion zugeschrieben werden, welche bei der Verstärkung der Krümmungen zur Geltung kommt. In bezug auf das Endresultat stimme ich also in dieser Frage mit Zimmermann überein[10]) (pag. 565).

## Das hygroskopische Verhalten anderer Gattungen.

Die Konstruktion der Hartschicht von Cytisus, Genista und Spartium unterscheidet sich insofern von den bisher behandelten Gattungen als zu den schräg gerichteten Fasern sich auf der äußeren Seite einige Zellagen von Sklereiden, die in der auf die Längsachse der Klappe senkrechten Richtung gestreckt sind, anschließen. Ihre hygroskopischen Eigenschaften stimmen mit den Eigenschaften der im vorhergehenden erwähnten Gattungen überein.

Die Konstruktionsabweichung ist außer Acht zu lassen, denn die Richtung der Schrumpfungs- bzw. Quellungsdifferenz, ja teilweise auch in den äußeren Sklereiden, ordnen sich entsprechend der Quer- bzw. Längsrichtung der Fasern an.

Die Verteilung der Quer- und Längsschrumpfungsfähigkeit ist auch hier eine solche, daß die Krümmungen mit der Torsion verbunden sind, aber bei diesen ist schon die Torsion der ganzen Klappen nicht

sehr auffallend, denn die Eindrehung vollzieht sich bis zum Ende immer in Begleitung schwacher Krümmungen. Dieser Umstand erschwert es sehr, die Richtung der Krümmungsachse in jedem Moment genau festzustellen.

## Die Ausgleitung der Samen.

An einer anderen Stelle meiner Arbeit habe ich auf das Ausstreuen von reifen Samenkörnern schon hingewiesen. Das Ausstreuen erfolgt dadurch, daß sich das Perikarp explosivartig in zwei Klappen spaltet, welche, sich in rechter und linker Richtung drehend (Fig. 20) die Körner in starken Schwung bringen, wodurch diese in geringere oder größere Entfernung fliegen.

Es gibt auch noch eine andere Art des Schleuderns der Samen, welche, meines Wissens nach, bisher noch niemand erwähnt und bekannt gemacht hat. Namentlich bei solchen Arten kann man dies beobachten, deren Hülsen seitwärts sich stark hervorwölben. Dies ist bei Lathyrus, Vicia, Lotus und Caragana der Fall. Aber auch zwischen diesen ist diese Eigentümlichkeit nur für einzelne Arten charakteristisch, was darauf beruht, daß die Samen in der Richtung der transversalen Achse, also nach der Seite hin, sehr stark ausgebildet sind. Ihre Form ist infolgedessen ein Zylinder oder eine Kugel, oder ein in der Richtung der transversalen Achse gestrecktes Ellypsoid.

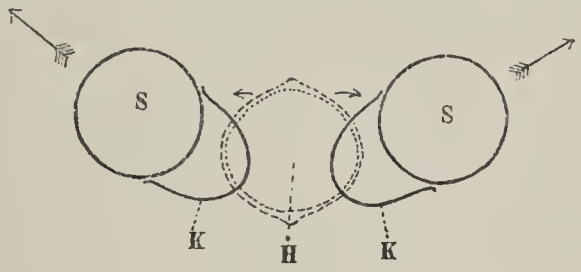



Fig. 24. Die Gleitung der Samen aus ihren Hülsenklappen. *H* Querschnitt der noch nicht aufgesprungenen Hülse einer Vicie; *K* Querschnitt der aufgesprungenen Klappen, die sich im Beginne der Torsion befinden; *S* die aus den Klappen geglittenen Samen.

Ihrer Bildung entsprechend wölbt sich auch das Perikarp nach der Seite stark (Fig. 24 *H*).

Am stärksten ausgebildet tritt diese Erscheinung bei Caragana zutage, wo die transversale Achse der Hülse größer ist wie die sagittale Achse.

Die Reihe der Samen trennt sich beim Aufspringen des Perikarps in zwei Reihen.

Infolge der plötzlich eintretenden Krümmungsverstärkung nähern sich die beiden Ränder der Klappen mit großer Kraft einander, und die Samen gleiten infolge der Wirkung des Druckes von zwei Seiten aus ihrer Stelle heraus (Fig. 24). Diese Art des Schleuderns ist dann wichtig, wenn irgendeine äußere Einwirkung den schnellen Verlauf der Torsion verhindert. Aber auch noch neben der vollkommenen In-

tensität der Torsion hat sie die Bedeutung, daß sie die wegwerfende Kraft des Torsionschwunges wirksamer macht.

Hildebrand[7]) (pag. 248) erwähnt bei Lupinus luteus einen gleichartigen Fall, welcher aber wesentlich von jenem verschieden ist, welchen ich beschrieben habe, weil er nach dem Aufspringen des Perikarps von einer nachträglichen Entfernung der zurückgebliebenen Körner spricht. Diese nachträgliche Entfernung der Körner soll darin bestehen, daß im Endstadium der Torsion die Klappen durch Verengung der Windungen die Körner von ihrem Platze verdrängen. Die Erfahrung zeigt aber, daß die nach dem Aufspringen zurückgebliebenen Körner, zwischen die Windungen der Klappen gezwängt, nicht mehr auszufallen pflegen. Mein Fall ist ebenfalls eine auf die Torsion begründete Erscheinung, jedoch, während der Fall Hildebrand's das Endstadium der Torsion bilden soll, tritt der meinige hingegen beim Beginn der Klappentorsion auf, wo sich die Krümmungsachse von der Längsachse der Klappen erst sehr wenig abgeneigt hat.

## Zusammenfassung der Resultate.

1. Nach zwei Haupttypen sind die Fruchtwände der Papilionaceen aufgebaut. Der eine ist der ältere, der Balgfruchttypus, zu welchem unter den zu den Versuchen verwendeten Gattungen die folgenden gehören: Trifolium, Melilotus, Medicago, Trigonella, Galega, Glycyrrhiza, Robinia, Colutea, Astragalus, Amorpha, Patagonium, Coronilla, Hippocrepis und Ornithopus.

Die Hülsentypen vertreten: Ononis, Caragana, Cytisus, Genista, Spartium, Lupinus, Laburnum, Lotus, Dorycnium, Vicia, Lens, Pisum, Lathyrus, Phaseolus und Dolichos. Die Zusammenfassung der Details siehe bei den entsprechenden Abschnitten.

2. Aus den entwicklungsgeschichtlichen Versuchen ist es ersichtlich, daß der äußere Teil der doppelten Hartschicht zum Mesokarp gehört, denn er entwickelt sich aus der innersten Zellage des Mesophylls des Karpells. — Der innere Teil der doppelten Hartschicht sowie die einfache Hartschicht in ihrem ganzen Umfange nehmen ihren Ursprung von den äußeren Tochterzellen, die durch einmalige tangentiale Teilung der inneren Epidermiszellen des Karpells entstanden sind. Die innere Tochterzellage wird entweder einfach zur inneren Epidermis des Perikarps oder durch wiederholte tangentiale Teilungen stammt von ihr das Samenpolster.

Die Richtung der größten Dehnung der Zellen des Perikarps bildet sich im Verlaufe der Entwicklung stufenweise aus.

Das Wachstum des Perikarps und der Samen geschieht nicht mit gleichmäßiger Schnelligkeit. Das schnellere Wachstum des Perikarps findet im ersten Stadium der Entwicklung der Frucht statt, das der Samen eher im zweiten Stadium.

Die Ausbildung der Elemente der Hartschicht erfolgt in zentripetaler Reihenfolge; bei der doppelten Hartschicht ist indessen im inneren Teile die entwicklungsgeschichtliche Reihenfolge eine zentripetale, im äußeren Teile eine zentrifugale.

3. Die Verteilung der die Torsion der Klappe bewirkenden Quellungsdifferenzen ist in der Hartschicht die folgende:

Die Querquellungsfähigkeit der Fasern wächst nach einer Skala, die von außen nach innen bis zur Mitte der Hartschicht sich plötzlich erhebt. Von hier an nimmt sie in einer nach innen schwach abfallenden Skala ab. Das Maximum ist also in der Mitte der Hartschicht.

Das Minimum der Längsquellungsfähigkeit der Fasern ist in der Mitte der Hartschicht und von hier nach außen durch plötzliche Erhebung, nach innen durch langsames Wachstum vergrößert. Das Maximum ist also in den äußeren Fasern der Hartschicht.

Die derartige Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit verursacht, daß eine jede hygroskopische Krümmung der Hartschicht der Resultant der sich entgegengesetzt neigenden Krümmungen des äußeren und inneren Teiles ist. Den Hauptcharakter der Krümmung gibt der äußere Teil der Hartschicht, weil im Sinne der bekannten Gestalt der Quellungsskala sich die größere Spannung im äußeren Teile der Hartschicht befindet.

Neben einer solchen Verteilung der Quellungsfähigkeit ist es verständlich, daß sich die eintretenden Krümmungen nicht in einer ständigen Ebene, sondern mit stufenweisen Verschiebungen vollziehen, welcher Umstand die Existenz der Torsion beweist. Die Gesamttorsion der Hartschicht weist an der rechten und linken Seite des Perikarps eine symmetrische Übereinstimmung auf.

In der Torsion spielt auch die aktive Torsion der Fasern eine Rolle, welche Torsion an der äußeren Partie der Hartschicht von entgegengesetzter Richtung ist, wie in der inneren Partie. Dabei ist auch noch das ein merkwürdiger Umstand, daß in der rechts- und linksseitigen Hälfte des Perikarps die aktive Torsion der Fasern weder hinsichtlich der Richtung noch des Maßes symmetrisch ist. Besonders auffallend können wir das in den der Fasernrichtung gemäß er-

scheinenden Krümmungen sehen, jedoch schon minder an den mit der Längsachse der Hülse perallel gestreckten Hartschichtplatten. Den letzteren gemäß ist die Richtung der Gesamttorsion an beiden Seiten eine eben solche, wie die aktive Torsion der äußeren Fasern, jedoch der Gegensatz der aktiven Torsion der inneren Fasern. Die aktive Torsion der inneren Hälfte der Hartschicht dient daher zur Hemmung der Gesamttorsion.

Das aktive Torsionsbestreben der Fasern ist in der inneren Hälfte der Hartschicht besonders gut ausgebildet, gelangt aber in den Fasern der äußeren Partie nur wenig zum Ausdruck.

Auf Grundlage des Gesagten ist die drehende Bewegung der Hülsenklappen keine (auf die Richtung der Fasern bezügliche) Querkrümmung, sondern eine solche Bewegung, welche durch starke Krümmung und schwache Torsion charakterisiert werden kann.

Die Ursache dieser drehenden Bewegung ist die Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit der Hartschichtfasern und die aktive Torsion der Fasern. Die Verteilung der Quellungs- bzw. Schrumpfungsfähigkeit verursacht die Krümmungen, ferner die Krümmungsverschiebungen, welche den Charakter der Torsion ausmachen. Die aktive Torsion der Fasern fungiert nur in der Hervorbringung der Torsion, entweder als Hemm- oder aber als Hilfskraft.

---

## Literatur.


1) Lestiboudois, M. T., Carpographie anatomique. Annales Sc. Nat., 4. Ser., 1854, Tome II, pag. 223—243.
2) — Carpographie anatomique. Annales Sc. Nat., 4. Ser., 1855, Tome III, pag 47—72 und 223—253.
3) Kraus, Gr., Über den Bau trockener Perikarpien. Jahrb. f. wiss. Bot., 1866—67, Bd. V, pag. 83—126.
4) Cave, M. Ch., Structure et développement du Fruit. Annales Sc. Nat, 5. Ser., 1868, Tome X, pag. 123—190.
5) Majewsky, P., Kurze Notiz über die gewebeartigen Pflanzenhäute. Bot. Ztg., 1873, pag. 24—28.
6) Steinbrinck, C., Unters. über die anatom. Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug.-Diss., Bonn 1873.
7) Hildebrand, Fr., Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Jahrb. f. wiss. Bot., 1873—74, Bd. IX, pag. 235—276.
8) — Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
9. Steinbrinck, C., Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockenen Perikarpien. Bot. Ztg. 1878, pag. 561, 577, 593, 609.

10) Zimmermann, A., Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte, mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1879—1881, Bd. XII, pag. 542—575.
11) Steinbrinck, C., Über den Öffnungsmechanismus der Hülsen. Ber. d. d. bot. Ges., 1883, Bd. I, pag. 270—275.
12) Zimmermann, Molecular-physikalische Untersuchungen (I). Ber. d. d. bot. Ges., 1883, Bd. I, pag. 533—540.
13) Leclerc du Sablon, Recherches sur la dehiscence des Fruits etc. Annales Sc. Nat., 6. Ser., 1884, Tome XVIII, pag. 5—104.
14) Steinbrinck, C., Über ein Bauprinzip der aufspringenden Trockenfrüchte. Ber. d. d. Bot. Ges., 1884, Bd. II, pag. 397—405.
15) Nobbe, Samenkunde.
16) Harz, C. D., Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885, Bd. I—II.
17) Eichholz, G., Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1886, Bd. XVII, pag. 543—590.
18) Steinbrinck, C., Über die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur. Ber. d. d. bot. Ges., 1888, Bd. VI, pag. 385—398.
19) Steinbrinck, C., Über die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. Flora, 1891, Bd. LXXIV, pag. 193—219.
20) Tuzson, J., Über einen neuen Fall der Kleistogamie. Sonderabdruck aus: Engler's Bot. Jahrb., Bd. XL, Heft 1. Leipzig 1907.
21) Steinbrinck, C. und Schinz, H., Über die anatomische Ursache der hygrochastischen Bewegungen usw. Flora, 1908, Bd. XCVIII, pag. 471—500.
22) Ritter, Beiträge zur Anatomie der Früchte und Samen von choripetalen Alpenpflanzen. Diss. Göttingen 1908.
23) Ginsbourg, B., Rôle de la structure vasculaire de la fausse cloison dans la dehiscence du fruit des Astragalées. Dipl. Études sup. Paris 1908. Ref. Just's Bot. Jahresbericht 1908, Bd. I, pag. 496.

Botanisches Institut der wiss. Universität Budapest.

# Studien zur Verlaubung und Verknollung von Sproßanlagen bei Wasserkultur.

Von **J. Doposcheg-Uhlár.**

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

In meiner Arbeit „Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen“ (1911) hatte ich durch Wasserkultur von Sproßstecklingen verschiedener Gesneraceen gefunden, daß an den untergetauchten Achsen bei normaler Konzentration der Lösung Laubsprosse, bei sehr niedriger Konzentration oder im nahrungsfreien Wasser Zwiebelknöllchen entstanden. Diese Beobachtung trat in Gegensatz zu einem Versuch Noël Bernard's (1909), welcher durch Wasserkultur aus den Luftknospen von Kartoffelstecklingen in der nährstoffreichen Lösung Knöllchen, in der nährstoffarmen aber Laubsprosse erhielt. Aus beiden Versuchen schien aber die Tatsache zu folgen, daß das Konzentrationsverhältnis der Nahrungsstoffe allein ausschlaggebend sei, ob aus den vorhandenen Knospen ein Laubsproß oder ein Speicherorgan entstehen soll. Wenn dies tatsächlich der Fall wäre, so erscheint die Gegensätzlichkeit in den beiden Versuchsergebnissen sehr auffallend. Ich hatte zwar darauf (pag. 74) hingewiesen, daß Bernard's Kartoffelstecklinge zum Versuche ohne Blätter verwendet wurden, daß meine Pflanzen aber an der Luft des Blattapparates nicht entbehrten. Doch konnte dieser Umstand, ebenso wie die Tatsache, daß in einem Falle die Triebe an der Luft, im anderen aber im Wasser sich entwickeln, keine Erklärung für die genannten Unterschiede geben. Um nun einerseits hierfür irgendwelche Anhaltspunkte zu finden, andererseits um die früheren Resultate überhaupt auch zu überprüfen, stellte ich im Frühjahr 1911 eine neue Versuchsreihe auf.

## 1. Versuche mit Achimenes 1911.

Verwendet wurden hierzu Stecklinge von Achimenes candida L. und die ihr sehr ähnliche Gartenvarietät Achimenes Haageana, die sich in den früheren Versuchen als in gleicher Weise reagierend er-

wiesen hatten. Diese Pflanzen werden gewöhnlich aus den für die Gesneraceen charakteristischen Ausläufern, den Zwiebelknöllchen (1911, pag. 54) aufgezogen. Ihr normaler Entwicklungsgang bei Topfkultur ist folgender:

Die Spitze des Knöllchens treibt einen ca. 20 cm Höhe erreichenden Sproß mit dekussierten Blättern.

In den Achseln der unteren Blätter (1—2 Knoten) werden Laubsproßknospen, höher oben ausschließlich Blütenknospen angelegt. Aus den Laubknospen entstehen Seitenzweige, die den Entwicklungsgang des Hauptsprosses wiederholen. Die aus den Blütenknospen entspringenden weißen Blüten (bei Achimenes Haageana rot) haben an der Basis ihres Blütenstieles zwei kleine lineale Vorblätter, aus deren Achseln sich wieder Blüten, an diesen Blüten in dritter Folge entwickeln können; bei manchen Pflanzen findet man jedoch nur Einzelblüten. An den in der Erde befindlichen Knoten bilden sich schon bald mit der Erstarkung der Pflanze Zwiebelknöllchen, die am Schlusse der Wachstumsperiode bis 2 cm lang sein können; das alte Knöllchen geht zugrunde. Laubsprosse sah ich bisher aus den unterirdischen Teilen nur in zwei Fällen in Erscheinung treten, obwohl ich in den letzten Jahren mehrere hundert Pflanzen am Ende der Vegetationsperiode ausgetopft hatte. Auch diese Ausläufer hatten an der Spitze Knöllchen gebildet.

Am Ende der Vegetationszeit kann die Sproßspitze, die bis dahin ununterbrochen Blütenknospen erzeugt hatte, wieder vegetativ werden, indem sie sich in ein grünes Knöllchen verwandelt (Goebel 1908, pag. 190) und auch an allen übrigen Vegetationspunkten, in den Blattachseln und in den Vorblättern der Blüten können grüne Knöllchen auftreten. Der Hauptsproß geht hernach zugrunde, die Luftknöllchen dienen ebenso wie die Erdknöllchen als Vermehrungsorgane.

Die Versuchspflanzen wurden Ende März angetrieben und Mitte Mai, nachdem sie eine Höhe von ca. 20 cm erreicht und bereits Blütenknospen angesetzt hatten, zum Versuche verwendet. Zu diesem Zwecke wurden sie oberhalb des Erdbodens abgeschnitten, die Blätter entfernt, ausgenommen an den zwei obersten Knoten, die Achselknospen aber belassen. Nach Erneuerung der basalen Schnittfläche unter Wasser kamen je drei Stecklinge in ein Litergefäß. Es befand sich sonach von der Achse ein 6—7 cm langer Teil in der Lösung, 1—2 cm Länge waren im freien Raume zwischen Lösungsoberfläche und Kork und über dem Kork war ein 2—3 cm langes Sproßstück mit zwei Blattpaaren, von denen das obere meist noch nicht völlig erwachsen war.

In den Lösungen wurden folgende Konzentrationen verwendet:

Nährlösung Tollens: normal, doppelt normal, $^1/_2$—$^1/_{10}$ normal; von der Crone: normal; Chlorkalium: 0,25—0,5—1,0—2,0 g; Rohrzucker: 1,0—2,5—5 g; destilliertes Wasser. Normale Kulturbedingungen im Gewächshaus.

Außerdem eine Feuchtkultur unter Glasglocken mit den Konzentrationen: Tollens normal; von der Crone normal; destilliertes Wasser.

Ferner noch eine Gruppe Tollens normal, welcher von Zeit zu Zeit die Wurzeln abgeschnitten wurden.

Die Nährlösung Tollens wurde bevorzugt, weil sie das Herstellen der erforderlichen Konzentrationen aus Vorratslösungen leicht ermöglicht. Chlorkalium und Rohrzucker wurden in Anlehnung an die Versuche Bernard's verwendet.

Jede Konzentrationsgruppe bestand aus sechs Pflanzen in zwei Gefäßen, ausgenommen die Konzentrationen Tollens normal und destilliertes Wasser, wo je neun Pflanzen in drei Gefäßen zur Anwendung kamen. Im ganzen 118 Pflanzen. Die Lösungen wurden alle 14 Tage erneuert, ausgenommen die Rohrzuckerlösungen, welche jeden dritten Tag gewechselt wurden. Während dieses Wechsels und des Reinigens der Gefäße wurden die Stecklinge in Leitungswasser gestellt. Kulturdauer bis Ende August, also $3^1/_2$ Monate.

## 2. Versuchsergebnisse 1911.

In folgendem sollen, für jede Konzentrationsgruppe gesondert, die bei Abschluß des Versuches in der Lösung resultierenden Verhältnisse kurz dargelegt werden. Sonstige Wachstumsergebnisse werden nur erwähnt, wenn sie vom Normalen abweichen und Beziehung haben könnten zum Wachstum der Unterwasserteile. Im übrigen werden die im Bereiche des Chlorophyllapparates aufgetretenen Unregelmäßigkeiten gemeinsam mit den Ergebnissen der Versuche des nächsten Jahres (1912) erörtert werden.

Tollens normal. Kultur I: Knöllchen in Laubsprosse übergehend (1)[1]), Knöllchen und Laubsprosse (2), Laubsprosse, die an der Spitze in Knöllchen übergehen gleichzeitig mit Knöllchen (3). Kultur II: Nur Knöllchen (1), Laubsprosse und Knöllchen (2), nur Laubsprosse (3).

---

1) Die in Klammern stehenden Ziffern dienen zur Unterscheidung der Stecklinge eines Kulturgefäßes.

Letztere Pflanze unten angefault, abgeschnitten, klein geblieben. Oben zum Schlusse überall Knöllchen. Kultur III: Nur Knöllchen (1, 2, 3). Luftknöllchen nur an der Basis bei (1, 2).

Von der Crone normal. Kultur I: Nur Laubsprosse (1, 2, 3), keine Luftknöllchen. Kultur II: Nur Knöllchen (1, 2, 3), Luftknöllchen (1, 2, 3).

Wir finden hier also bei ein und derselben Konzentration, ja in ein und demselben Gefäße Knöllchen, Laubsprosse, Knöllchen, welche in Laubsprosse und Laubsprosse, welche in Knöllchen übergehen. Diese Unterschiede können sogar an einer Pflanze in Erscheinung treten. Bei meinen früheren Versuchen erhielt ich mit geringen Ausnahmen bei dieser Konzentration nur Laubsprosse. Die Höhe der Konzentration erscheint hier von keinem Einflusse auf die morphologische Qualität der Unterwassersprosse.

Tollens doppelt normal. Kultur I: An allen drei Pflanzen sehr geringe Wurzelbildung, angefault, mußten wiederholt gekürzt werden. Nur Knöllchen (1, 2, 3), oben ebenfalls nur Knöllchen, keine Blüten. Luftknöllchenbildung begann schon nach 10 Tagen, sonst erst zum Schluß des Versuches. Einfluß seitens des Mangels an Wurzeln. Kultur II: Pflanze 2 und 3 zugrunde gegangen, Pflanze 1 hatte nach einen Monat Kulturdauer noch keine Wurzeln, kam in Leitungswasser. Unten Knöllchen, blieb oben klein, zwei Blüten. Diese Konzentration der Nährlösung war zu hoch, sie kommt daher nicht in Betracht.

Tollens $^1/_2$ normal. Kultur I: Nur Knöllchen (1, 2, 3), einzelne treiben aus (2). Oben keine Blüten (1, 2, 3), sehr reichlich Knöllchen (1), Laubsprosse und spärlich Knöllchen (2, 3). Kultur II: Pflanze 1 und 2 zugrunde gegangen, 3 hat unten und oben Knöllchen, oben auch Blüten. Auch hier keine Einheitlichkeit.

Tollens $^1/_{10}$ normal. In beiden Kulturen unten Knöllchen, teilweise in Laubsprosse übergehend, bei (6) auch ein Tochterknöllchen; oben nur Knöllchen, bei (5) auch eine Blüte. Knöllchenbildung also vorherrschend.

Destilliertes Wasser. Kultur I: Wurzelwachstum sehr gering, Pflanzen klein und chlorotisch, wurden in Leitungswasser übersetzt. Unten Knöllchen, oben nur bei (2) eine Blüte. Kultur II: Wurzelbildung etwas besser, aber auch hier kleine Pflanzen. Unten Knöllchen, oben Blüten. Kultur III: Wurzelbildung schlecht. Unten Knöllchen (1, 3), Laubsprosse bei (2); an dieser Pflanze oben ebenfalls Laubsprosse, sonst nur Knöllchen (1, 3), keine Blüten (1, 2, 3). Giftwirkung des destillierten Wassers, aber auch hier Ergebnisse ungleich.

Tollens normal, unter Glasglocke. Kultur I: Pflanzen klein, aber gesund. Unten Knöllchen (1, 3), ein Knöllchen und ein Laubsproß (2). Oben Knöllchen und Laubsprosse, keine Blüten. Kultur II: Besseres Längenwachstum. Unten geschlossene und offene Knöllchen (Übergangsbildungen), oben Knöllchen und Blattrosetten (1, 2), Laubsprosse bei (3). Keine Blüten (1, 2, 3). Auch hier keine Einheitlichkeit an den Unterwassergebilden, oben fällt der Mangel an Blüten auf.

Destilliertes Wasser, unter Glasglocke. Kultur I: Wurzeln spärlich, Pflanzen klein. Knöllchen unten und oben, nur bei (2) Blüten. Einfluß der Feuchtkultur nicht erkennbar.

Tollens normal, ohne Wurzeln: In beiden Kulturen unten weder Knöllchen noch Laubsprosse, oben Blüten und Knöllchen (I), Laubsprosse (II). Wachstum zurückgeblieben.

Chlorkalium 0,25—0,50—1,0 g. Schlechte Bewurzelung, Pflanzen klein und chlorotisch, wurden 6. Juni in Tollens $^1/_2$ normal übersetzt. Wuchsen hernach gut heran, zum Schlusse in Lösung teils Knöllchen, teils Laubsprosse.

Chlorkalium 2 g: Die Pflanzen gingen zugrunde.

Rohrzucker 1,0—2,5—5,0 g: Wegen Bakterienbildung zeitweise in Leitungswasser übersetzt, schlechtes Wachstum, 15. Juni ebenfalls Tollens $^1/_2$ normal übertragen. Unten nur Knöllchen, oben Blüten und Knöllchen.

Da die Unregelmäßigkeit in der Ausbildung der Unterwassertriebe schon gegen Ende Juni erkannt worden war, wurde um diese Zeit eine neue Versuchsreihe aufgestellt. Die in derselben verwandten 69 Pflanzen waren aber in ihrer Entwicklung schon weiter vorgeschritten als die der früheren Versuchsreihen.

Sie waren kräftiger und größer, standen in dem mittleren Teile der Achse vielfach bereits in Blüte. Sonstige Kulturbedingungen wie früher, Kulturdauer 2 Monate.

Tollens normal, neun Pflanzen: In allen drei Kulturen nur Knöllchenbildung, kein Laubsproß.

von der Crone normal, sechs Pflanzen: Knöllchen (1, 2, 4, 6), halboffene Knöllcheu (3), Knöllchen und Laubsprosse (5).

Knop normal, sechs Pflanzen: Knöllchen (1, 2, 3, 4, 6), Knöllchen und Laubsprosse, die an der Spitze in Knöllchen übergehen (5). Diesmal bietet die Konzentration „normal“ ein ziemlich einheitliches Bild, von 21 Pflanzen zeigen 18, das sind 85%, nur Knöllchen.

Tollens doppelt normal, sechs Pflanzen: Überall nur Knöllchen. Die hohe Konzentration wurde diesmal gut vertragen, schöne Wurzelbildung, gutes Wachstum der ganzen Pflanzen.

Tollens $^1/_2$ normal; sechs Pflanzen: Knöllchen, welche entweder Laubsprosse oder Seitenknöllchen bilden (1, 2, 3, 4, 6), nur Knöllchen (5). In beiden Kulturen eine sehr große Labilität der Triebe.

Tollens $^1/_{10}$ normal, sechs Pflanzen: Nur Knöllchen (1, 2, 3, 4), Knöllchen in Laubsprosse übergehend (5), halboffene Knöllchen (6). In dieser schwachen Konzentration die Knöllchenbildung vorherrschend, eine Tatsache, die mit meinen früheren Versuchen übereinstimmt.

Leitungswasser, 12 Pflanzen: Sie gediehen recht gut. Bei 10 Pflanzen nur Knöllchen, bei 2 Pflanzen Laubsprosse, an der Spitze in Knöllchen übergehend. Also 83 % Knöllchen, in der nährstoffarmen Flüssigkeit dasselbe Ergebnis wie in der Konzentration normal.

Destilliertes Wasser, sechs Pflanzen: Wurzelwachstum schlecht, Pflanzen klein und chlorotisch. Knöllchen, ausgenommen bei einer Pflanze, wo Mittelbildungen.

Um den Einfluß geringer Belichtung zu studieren, wurden zwei Kulturen „Tollens $^1/_2$ normal“ und ebensoviele „destilliertes Wasser“ mit schwarzen Pappzylindern umgeben, so daß sie Licht (von einer weißen Decke des Gewächshauses) nur von oben erhalten konnten: Knöllchen bei allen Pflanzen, bei einer Pflanze in Tollens $^1/_2$ normal auch Laubsprosse. Daher ein Einfluß des verminderten Lichtgenusses nicht wahrnehmbar.

### 3. Wasserkultur von Kartoffelstecklingen 1911.

Um die Kartoffel hinsichtlich ihrer Reaktion bei Wasserkulturen verschiedener Konzentration kennen zu lernen, wurden Anfang Mai zwei Versuchsreihen (Tollens normal und $^1/_{10}$ normal) mit belaubten Stecklingen der Rasse „Erstlinge“ (bezogen von Schmitz-München) aufgestellt.

In jeder Reihe neun Stecklinge mit fünf Blättern, je drei in einem 3 Liter-Kulturgefäße. Die Planzen standen tagsüber an einem offenen Südfenster, sonst im Gewächshause. Ihr Wachstum war gut, die Achsen verlängerten sich in der Kulturzeit bis Ende Juni um 10—15 cm. In der Lösung entstanden Ausläufer, welche an der Spitze und an ihren

Seitenzweigen Knöllchen bis 1 cm Länge erzeugten, und zwar in beiden Versuchsreihen gleichmäßig.

Das Ergebnis ist hier also gleichlaufend wie bei Erdkultur.

### 4. Versuch 1912.

Die soeben dargelegten Ergebnisse, welche für eine gewisse Unabhängigkeit der Knollenbildung von der Konzentration der Nährlösung sprachen, bewogen mich, das Problem im heurigen Jahre erneuert aufzunehmen, dasselbe aber auf eine einfachere Grundlage zu stellen. Ich verwandte nur zwei Lösungen: Tollens normal und $^1/_{20}$ normal, in jeder Reihe 20 Pflanzen, je zwei Pflanzen in einem Liter-Gefäß. Kulturdauer von Anfang Mai bis Ende September. Das Wachstum war trotz des schlechten Wetters in diesem Sommer sehr gut. Von der Normalreihe gingen eine, von der $^1/_{20}$ Reihe zwei Pflanzen zugrunde. Ein Unterschied in der Gesamtentwicklung zeigte sich darin, daß die Normalpflanzen eine Sproßlänge von durchschnittlich 25 cm mit 10 Knoten erreichten, während die $^1/_{20}$ Pflanzen nur 8 cm lang wurden und hierbei acht Knoten bildeten, also im Wachstum zurückgeblieben waren.

Unter Wasser ergaben sich heuer sehr einheitliche Verhältnisse: Bei „Normal“ zeigten 18 von 19 Pflanzen durchwegs Knöllchen, nur eine Pflanze wies Knöllchen und Laubsprosse auf. In der Hungerlösung befanden sich an 16 von 18 Pflanzen ebenfalls nur Knöllchen. Bei zwei Pflanzen, in verschiedenen Gefäßen, waren Laubsprosse aufgetreten, die zum Schlusse an der Spitze sich in Verknollung befanden. An einer von diesen Pflanzen waren auch Mittelbildungen zwischen Knöllchen und Laubsprossen.

Die Knöllchen waren auch mehrfach verzweigt; es saßen an einem Mutterknöllchen oft bis zu fünf Tochterknöllchen, eine Erscheinung, die auch schon in den Kulturen des vergangenen Jahres wiederholt beobachtet worden war, sich jedoch bei normaler Erdkultur niemals gezeigt hatte, obwohl ich im Laufe der Jahre, wie erwähnt, mehrere Hundert Pflanzen im Herbste ausgetopft hatte, um die Knöllchen für die Versuche aufzuheben. Ferner beobachtete ich an den Knöllchen Verschiedenheiten in der Färbung. Es gab rein weiße, oder ebenso rote und grüne Knöllchen, sodann Übergänge von weiß zu rot. Außerdem kamen Fälle vor, wo ein Teil des Knöllchens rein weiß der andere rein rot war, wobei es eine scharfe Trennungslinie ohne Übergänge gab. In Erde waren mir nur weiße oder rote Knöllchen vorgekommen.

### 5. Achimenes-Stecklingskultur in Erde. 1912.

Gleichzeitig mit der Wasserkultur wurden heuer auch 12 Stecklinge von Achimenes candida, in gleicher Weise vorbehandelt wie die zur Wasserkultur verwandten, in Erde gesetzt. Dieselben entwickelten sich normal, erreichten aber nicht dieselbe Größe wie die in „Tollens normal“ gezogenen Pflanzen, sie wurden durchschnittlich nur 15 cm hoch, während die letzteren 25 cm Durchschnittshöhe aufwiesen. In Wechselwirkung war auch die Entwicklung des Wurzelsystems eine viel geringere als im Wasser. Bei Untersuchung des in Erde befindlichen Achsenteils am Schlusse der Vegetationsperiode fanden sich nur Zwiebelknöllchen vor, keine Laubsprosse. Also auch hier ein vom Normalen nicht abweichendes Ergebnis.

### 6. Überblick über die Versuchsergbnisse 1911/12 hinsichtlich der Unterwasserbildungen.

Fassen wir die Versuchsergebnisse der beiden Jahre zusammen, so zeigt sich, daß die Konzentration der Nährstoffe keinen Einfluß darauf hatte, ob aus einer unter Wasser befindlichen Knospenanlage ein Knöllchen oder ein Laubsproß entstand. Es bildeten sich vielmehr unabhängig von der Konzentrationshöhe in überwiegender Mehrheit bei Achimenes Knöllchen, bei Solanum Ausläufer, die sodann in Knöllchenbildung eintraten. Daß aber bei Achimenes im Wasser mehrfach auch Laubsprosse vorkamen, daß Übergangsbildungen zwischen Laubsproß und Knöllchen entstanden, daß ein Knöllchen in einen Laubsproß auswuchs und umgekehrt ein Laubsproß an seiner Spitze verknollte, daß ferner alle diese Erscheinungen an Pflanzen eines Kulturgefäßes sichtbar wurden, ja daß an ein und derselben Pflanze Knöllchen und Laubprosse gebildet wurden, muß wohl als eine spezifische Wirkung der Wasserkultur auf die Entwicklung dieser so überaus plastischen Pflanze angesehen werden.

Meine früher gewonnene Ansicht, daß sich bei hoher Konzentration Laubsprosse, bei niedriger Knöllchen bilden, war also eine irrtümliche, hervorgerufen dadurch, daß der Versuch mit einer zu geringen Zahl von Versuchspflanzen angestellt worden war, so daß das zufällige Auftreten von fast ausschließlich Laubsprossen bei hoher Konzentration den Eindruck der Regelmäßigkeit vortäuschen konnte.

Allerdings ist es die Frage, ob ich die Wasserkultur allein verantwortlich machen soll, für die geschilderte Labilität der Entwicklung, ob nicht die Art und Weise, wie die Wasserkultur gehandhabt wurde, so eigentlich mitbestimmend war.

Ich schilderte eingangs, daß die Lösungen, um sie möglichst auf derselben Konzentrationshöhe zu erhalten, alle 14 Tage gewechselt wurden, daß die Pflanzen bei dieser Gelegenheit mit ihrem Wurzelsystem in Leitungswasser kamen, welches speziell im Sommer 1911 oft viel kälter war als die Lösungsflüssigkeit. Diese Vorgänge sind nun in ihrer Schroffheit, mit der sie auf das Wurzelsystem wirken, vielleicht dazu angetan, eine im statu nascendi befindliche Knospe in der einen oder anderen Richtung zu beeinflussen.

Denn wenn wir uns den Unterschied zwischen der Ausbildung eines Knöllchens und eines Laubsprosses vor Augen halten, so besteht derselbe, rein äußerlich genommen, darin, daß bei einem Überschuß an organischen Baustoffen die Knospe vorwiegend in die Breite wächst, die Achse gestaucht bleibt, wobei gleichzeitig die Blätter sich mit Speicherstoffen anfüllen, klein bleiben und nicht ausmodelliert werden. Im anderen Falle fehlt die Speicherung der Reservestoffe, es überwiegt das Längenwachstum und die Blätter nehmen ihre charakteristische Gestalt an, die bei Dunkelkultur allerdings nur bis zu einem gewissen Grade erreicht wird. Es wäre also wohl möglich, daß in einer sensiblen Periode der Knospe durch eine plötzliche Änderung der Kulturbedingungen, durch Aktivierung und Inaktivierung von Enzymen und Proenzymen (Palladin 1910) der Zufluß der Assimilate zur Knospe gefördert oder unterbrochen wird. Denn die angeführten plötzlichen Veränderungen kommen bei Erdkultur ja niemals vor; das Wurzelsystem kann sich Änderungen irgendwelcher Energiehöhen, z. B. beim Austrocknen, bei Temperaturdifferenzen viel leichter anpassen.

Besonders auffallend zeigte sich die Labilität in der Gestaltung der Knospen in einem früher geschilderten Falle (1911, pag. 66), wo ein Knöllchen an der Spitze zum Laubsproß übergegangen war, der sich aber hernach wieder zum Knöllchen verdichtete, so daß nun zwei Knöllchen an einer Achse, getrennt durch ein Stück Laubsproß, übereinander standen.

Auch der bereits erwähnte Unterschied in der Färbung der Knöllchen, daß eine weiße Hälfte von einer roten Hälfte scharf geschieden ist, mag ebenfalls für das Stoßweise der Veränderung Zeugnis geben.

Wir wissen aus den Untersuchungen von Schreiner und Sullivan (1911), daß die Wurzeln in dem Nährmedium sowohl reduzierend als oxydierend wirken, daß Oxydation und Reduktion gleichzeitig vor sich gehen. Es ist klar, daß meine Kulturmethode auch in dieser Hinsicht sehr starke und plötzliche Veränderungen der Wurzeltätigkeit hervor-

rufen kann. Doch genügt es, die eventuellen Ursachen der Labilität nur anzudeuten, da dieselben in bezug auf ihre Wahrscheinlichkeit experimentell noch nicht geprüft werden konnten.

### 7. Bernard's Versuche mit Kartoffelstecklingen.

Meine Versuchsergebnisse des Jahres 1911 veranlaßten mich, auch Bernard's Kartoffelversuche zu überprüfen. Bevor ich an die Darlegung dieser Arbeiten gehe, will ich zuerst den Bernard'schen Versuchsvorgang schildern. In seiner Arbeit „L'Evolution dans la Symbiose" (1909, pag. 163) führt er nur die Resultate seiner diesbezüglichen Untersuchungen an: Knollenbildung bei hoher, Laubsproßbildung bei geringer Konzentration der Lösung. Diese Tatsache soll ein Beispiel dafür sein, daß an Stelle des Pilzes, welcher der Pflanze die zur Knöllchenbildung nötige Konzentration der Nährstoffe bietet, der Experimentator treten könne. Er verweist bezüglich der Detaildarstellung auf seine Arbeit: Conditions physiques de la tubérisation chez les plantes (1902). Hier tritt er zuerst den Untersuchungen Laurent's (1887) entgegen. Dieser hatte an entstärkten Solanumstecklingen durch Kultur in Zuckerlösungen bei Lichtabschluß Knöllchen erhalten und meint, daß man zur Knollenbildung eines Pilzes entbehren könne, daß die Pilzhypothese Bernard's hier eine Lücke aufweise. Um nun diesem Einwurf entgegenzutreten, macht Bernard folgenden Versuch: Stecklinge der Kartoffelfrührasse „Viktor" werden nach Entfernung der Sproßspitzen in 50 qcm Glasgefäße mit verschieden konzentrierten Lösungen von Saccharose, Glukose, Glyzerin und Chlorkalium gebracht. Sämtliche Stecklinge einer Serie wurden sodann unter einer Glasglocke bei zerstreutem Licht und einer Temperatur von 15—20° C kultiviert. Die Lösungen wurden oft gewechselt und die unteren Schnittflächen wiederholt erneuert. Versuchsdauer 15 Tage bis 1 Monat.

Bernard findet nun, daß über einer gewissen „concentration critique" Knöllchen, unter derselben Laubsprosse entstehen, wobei das Minimum der Konzentration für Knollenbildung variiert und abhängig ist von dem Alter der Versuchspflanzen.

Er führt als Beispiel folgende Grenzkonzentration an:

| | Glukose | Chlorkalium |
|---|---|---|
| Gewichtsteile in 1000 qcm | 1,8—2,7 g | 0,49—0,73 g |
| Gefrierpunktserniedrigung | 0,22—0,33 g | 0,24—0,36 g |

Daraus ist zu ersehen, daß die Gefrierpunktserniedrigung der kritischen Konzentration in beiden Fällen dieselbe ist. Es kommt daher

bei der Knollenbildung gar nicht auf die spezifischen Eigenschaften der gelösten Substanzen an, sondern nur auf die Anzahl der Moleküle oder Ionen, welche in Lösung sind. Lösungen von derselben Anzahl Moleküle aber haben dieselbe Gefrierpunktserniedrigung, dieselbe Dampfspannung, denselben osmotischen Druck und wirken daher in gleicher Weise auf die Knospen ein. Daher hängt die Verknollung einer Knospe nur von der Konzentration der Lösung ab. Diese Konzentration aber können die Pilze herbeiführen. Daher ist Laurent's Einwurf nicht stichhaltig.

Mein Überprüfungsversuch wurde folgendermaßen ausgeführt:

Ich machte am 1. Juni von der „Sechswochen-Kartoffel" (bezogen von Schmitz in München), ca 20 cm lange Stecklinge, entfernte den Sproßvegetationspunkt und die Blätter, deren Knospen noch sehr klein waren, gab sie in Erlenmayerkolben von 100 qcm Lösung, wechselte dieselbe jeden 2. Tag und erneuerte die Schnittfläche ebenso oft in der Lösung. Für jede Konzentration wurden 10 Stecklinge verwendet und alle zusammen kamen in einen großen Glaskasten, der von oben und von drei Flanken zerstreutes Licht bekam. Der Kasten selbst stand an der Rückseite eines leeren Gewächshauses. Es herrschten demnach für die ganze Kultur dieselbe Temperatur, Dampfspannung und derselbe Lichtgenuß.

Als Nährlösungen verwandte ich folgende Konzentrationen:

Chlorkalium: 0,5—1,0—1,5—2 g (0,49—0,73);

Glukose: 1,5—3,0—4,0—5 g (1,8—2,7) pro 1 l Wasser.

Die Zahlen in Klammern geben die Bernard'schen Grenzkonzentrationen an. Ich ging also reichlich über dieselben hinaus.

Schon nach 4 Tagen zeigten sich in allen Reihen einzelne Laubsprosse und nach weiteren 3 Tagen hatten sich überall, mit Ausnahme einiger sitzengebliebener Knospen, Laubsprosse entwickelt, nirgends Knöllchen.

Da ich in der Schilderung des Versuches bei Bernard (1902) nicht ersehen konnte, daß er seinen Stecklingen tatsächlich auch die Blätter abgeschnitten habe, 1909 gibt er wohl eine Abbildung ohne Blätter, die konnten aber vielleicht nur in der Zeichnung weggelassen worden sein, so ging ich daran, den Versuch unter sonst gleichen Bedingungen zu wiederholen mit der Ausnahme, daß ich jedem Steckling fünf annähernd gleichgroße Blätter beließ. Ausgangsmaterial war dasselbe wie beim ersten Versuch. Aber auch unter dieser veränderten Ver-

suchsanstellung war das Ergebnis dasselbe, nur Laubsprosse keine Knöllchen.

Während dieser zweite Versuch im Gange war, entdeckte ich in einer Arbeit Bernard's, die zeitlich zwischen den beiden obengenannten gelegen war, „Recherches expérimentales sur les Orchidées" 1904) eine Fußnote, mit welcher er seine Versuchsanstellung (1902) berichtigte. Danach sind die Lösungen nicht auf 1000 ccm, sondern auf 100 ccm Wasser zu nehmen, sind also 10mal so stark zu machen. Damit schienen meine bisherigen Mißerfolge Klärung gefunden zu haben einerseits, andererseits kam ich aber zur Einsicht, daß meine Achimenes-Ergebnisse mit denen Bernard's in gar keinen Vergleich gezogen werden können, da bei einer Salzkonzentration von 5—7 g pro 1000 ccm ein Wurzelwachstum ausgeschlossen erscheint.

Diese neue Kulturbedingung in Rechnung ziehend, stellte ich nun den Versuch zum dritten Male an mit der Rasse „Erstlinge", ebenfalls von Schmitz-München, und zwar je eine Reihe mit und eine ohne Blätter (je fünf Pflanzen), außerdem die gleiche Anzahl von Versuchsserien mit Stecklingen von Solanum Maglia, welches in besonders kräftiger Verfassung zur Verfügung stand. Meine nunmehr ganz sicher erhofften Erwartungen wurden aber auch diesmal nicht befriedigt, es traten immer wieder nur Laubsprosse in Erscheinung.

## 8. Beurteilung zur Wiederholung des Bernard'schen Versuches.

Das Ergebnis des Bernard'schen Versuches konnte also von mir nicht bestätigt werden. Daraus wäre zu schließen, daß zur Erreichung seiner Resultate noch andere Bedingungen gegeben sein müssen, die bei ihm verwirklicht waren, bei mir aber fehlten. Es wäre da vor allem an die Luftfeuchtigkeit, welche ja ein sehr wichtiger Regulator für die Nahrungsaufnahme ist, zu denken. Aber auch die Lichtmenge, die den assimilierenden Stengeln zukommt, müßte in Vergleich gezogen werden. Laurent (1887) hat ja seinen Versuch im Dunkeln angestellt und dabei in 10—20%iger Saccharoselösung Knöllchen erhalten. Möglicherweise ist auch nur die Rasse „Viktor" so reaktionsfähig. Leider ist aus Bernard's Angaben nicht ersichtlich mit wieviel Versuchspflanzen er arbeitete und mit welchen Prozentverhältnissen sich seine Resultate einstellten. Denn bekanntlich stimmt es bei diesen Versuchen, in die komplizierten Lebenserscheinungen einzugreifen, ja niemals so ganz glatt, und in geringer Zahl angestellte Versuche könnten auch hier zu einer Täuschung Anlaß gegeben haben.

Daß die Konzentration der Nährstoffe auf die Form der Pflanzenorgane einen Einfluß ausübt, trifft ohne Zweifel in vielen Fällen zu. Raciborski (1896) konnte bei dem Pilze Basidiobolus ranorum durch hohe Konzentration die breite Palmellaform, durch niedrige die Fadenform erzeugen. Desgleichen Livingston (1905, 1906) bei der Alge Stigeoclonium; hier konnten die Formveränderungen auch durch Temperaturdifferenzen erreicht werden. Umgekehrt konnte aber Artari (1904) bei der Grünalge Stichococcus bacillaris bei 20% Rohrzucker besonders lange Zellen, bis 12mal so lang als dick, erzielen, während sie in schwachen Konzentrationen nur 2—4mal so lang als breit waren.

Bei höheren Pflanzen kommt noch der Umstand hinzu, daß es sich nicht allein um die Konzentration der Nährstoffe, sondern auch um das Verhältnis der Aschenbestandteile zu den organischen Baustoffen handelt. Speziell bei der Kartoffel wurden an den oberirdischen Teilen derselben Knollen auf mehrfache Weise erzeugt. Knight (1841) und Vöchting (1887) erzeugten sie dadurch, daß sie die unterirdischen Ausläufer verhinderten Knollen zu bilden. Vöchting gelang es, durch Verdunklung sogar an der Sproßspitze Verknollung hervorzurufen. Näheres in der ausführlichen Darlegung bei Goebel (1908, pag. 108ff.).

Molliard (1907) erzielte am Rettich durch Glukosereinkultur Knollenbildung und Goebel (1908) brachte durch Abschneiden des Vegetationspunktes derselben Pflanze Knollen an der Basis der Blätter in Erscheinung.

Aus diesen wenigen Beispielen kann ersehen werden, daß die Verknollung oberirdischer Sproßknospen auf verschiedene Art herbeigeführt werden kann, wobei aber immer die Konzentration der Säfte eine Rolle spielt. Ob die von Bernard in seinem Versuche geschaffenen Bedingungen allein genügen, um entweder Knollen oder Laubsprosse hervorzurufen, scheint mir zweifelhaft.

## 9. Abnorme Entwicklungen im Bereiche des Chlorophyllapparates.

Waren bisher nur die Unterwasserteile der Stecklinge hinsichtlich ihrer Bildungsmöglichkeiten betrachtet worden, so verdienen nunmehr die in beiden Versuchsjahren im Bereiche des Chlorophyllapparates aufgetretenen Unregelmäßigkeiten keine geringere Beachtung, da sie eine wichtige Ergänzung des bisher gewonnenen Bildes bieten.

1. Ich erwähnte bereits eingangs, daß im normalen Entwicklungsgange der Achimenes-Pflanze in den Blattachseln der unteren Nodi Laubsprosse entstehen, höher hinauf aber in ungestörter Folge Blüten oder Blütenstände auftreten, daß ferner am Schlusse der Vegetationszeit an der Spitze des Sprosses, an Blättern und Blüten grüne Luftknöllchen in Erscheinung kommen können. Die Versuchsstecklinge waren, wie ebenfalls bereits ausgeführt, nun so gewählt worden, daß sie an den zwei an der Luft befindlichen Knoten bereits Blütenknospen aufwiesen, ebenso wie in den Achseln der noch unentwickelten Blätter der Spitzenknospe. Es fiel mir nun im Verlaufe des Wachstums auf, daß in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle diese Blütenknospen der erwachsenen Blätter sich nicht weiter ausbildeten, daß sie „sitzen" blieben, während die nächst höheren Blütenknospen zur normalen Entwicklung, zur Streckung des Blütenstieles und zur Entfaltung der Blüten kamen.

Es hatte den Anschein, als ob nach der Verwundung der Pflanzen und während der anfänglich geringeren Wasseraufnahme infolge des mangelnden oder noch ungenügenden Wurzelsystems diese Knospen auf Kosten der sich entwickelnden Sproßspitze ausgesogen worden wären.

Neben diesen sitzen gebliebenen Blütenknospen entstanden später Laubsprosse (Fig. 2, 3, 4), die ihrerseits wieder zur Blütenbildung schreiten konnten, oder Blattrosetten mit kleinen grünen Blättchen (ein Gegenstück zu den halboffenen Knöllchen im Wasser), oder gegen Ende der Kulturzeit Luftknöllchen. Blüten kamen an diesen Punkten nicht mehr zur Entfaltung. Doch war diese Erscheinung keine ausnahmslose. Bei fünf Pflanzen der Sommerversuchsreihe 1911 (pag. 220) und an zwei Pflanzen der heurigen Versuchsreihen gelangten die genannten Blütenknospen doch zur Blüte, wobei bemerkt werden muß, daß die Pflanzen der ersteren Reihe im Wachstum schon viel weiter vorgeschritten, die Blütenknospen ebenfalls stärker entwickelt waren, wie denn überhaupt diese Pflanzen auch sonst am Chlorophyllapparat sehr wenig Unregelmäßigkeiten aufwiesen gegenüber den Pflanzen der Frühjahrversuchsreihe 1911 und des heurigen Versuches.

Eine parallellaufende Tatsache war auch bei der Kartoffel-Wasserkultur 1911 ersichtlich gewesen, indem an sämtlichen Pflanzen die untersten ein bis zwei Blätter gelb wurden und zugrunde gingen, ebenfalls ein Zeichen dafür, daß in dieser unteren Stengelregion eine Wachstumshemmung eingetreten war.

Die Tatsache des Sitzenbleibens der Blütenknospen dürfen wir wohl noch so deuten, daß in den Stützblättern derselben mit Beginn des Versuches andere stoffliche Bedingungen geschaffen wurden, als sie vorher vorhanden waren, Bedingungen, die wohl ein Weiterleben

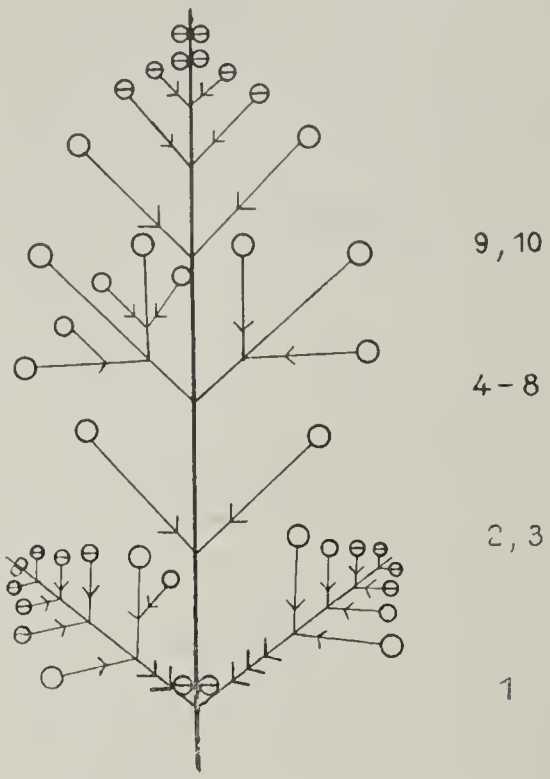



Fig. 1.

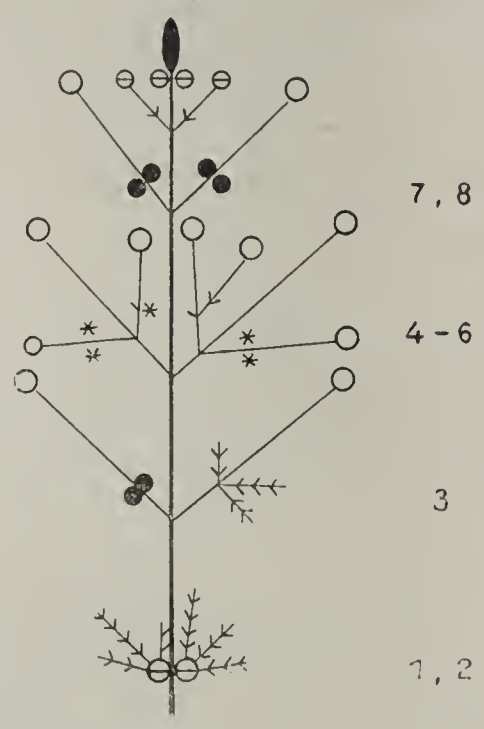



Fig. 2.

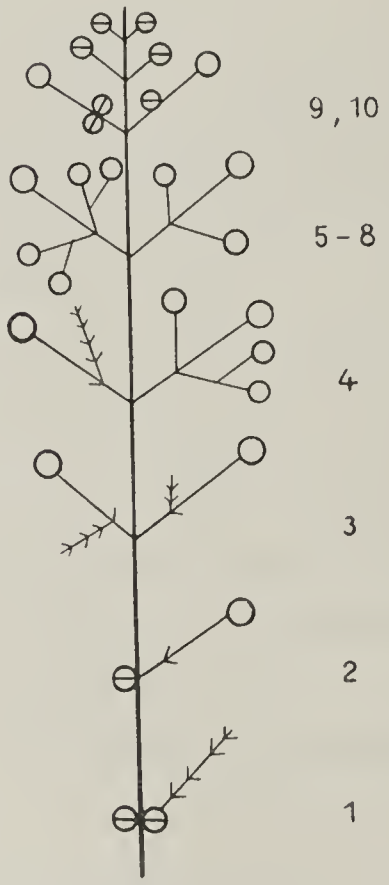



Fig. 3.

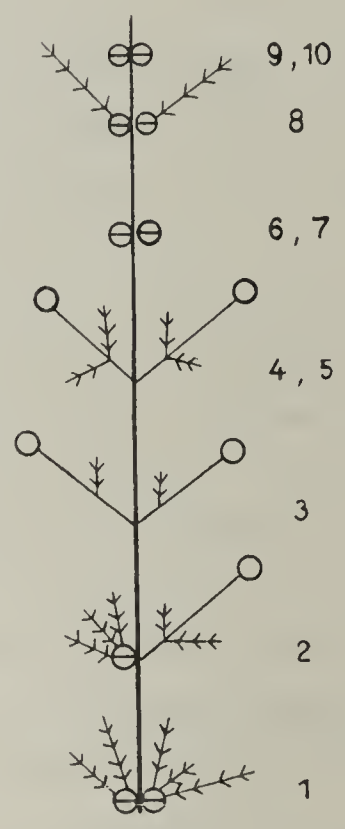



Fig. 4.

Fig. 1—4. ○ Offene Blüte, ◑ geschlossene Blütenknospe, ⸙ Laubsproß, ⚹ Blattrosette, ● ▮ Knöllchen. Schematische Darstellung von 4 Versuchspflanzen von Achimenes caudida am Schlusse des Versuches. Der in der Lösung befindliche Sproßteil wurde weggelassen. Erklärung im Text. Die Ziffern geben die Reihenfolge der Nodi an.

der Blätter und die später erfolgende Neubildung vegetativer Achselprodukte, aber nicht mehr die Blütenbildung erlaubten. Hierdurch erlangte ferner der ganze Steckling eine Neuordnung der Achselprodukte in dem Sinne, wie das normale Wachstum vor sich geht, wo ebenfalls in den Achseln der unteren Blätter Laubsprosse auftreten. Diese können ferner in beiden Fällen wieder zur Blütenbildung schreiten und dieselbe Anordnung der Achselprodukte aufweisen.

Eine ähnliche Abhängigkeit der Achselknospe von seinem Stützblatte konnte ich bei den heurigen Kulturen auch insofern beobachten, als an zwei Pflanzen in der Blütenregion die Stützblätter zufällig abgebrochen wurden.

Die Blütenknospen, die schon den Stiel halb gestreckt hatten, blieben stecken und später erschienen an ihrer Stelle Laubsprosse. Es

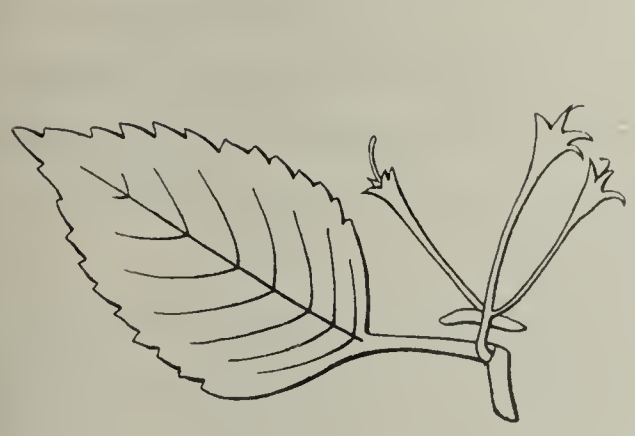


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 5. Achimenes candida. Blatt mit verzweigtem Blütensproß. $^3/_4$ natürl. Größe.
Fig. 6. Achimenes candida. An der Blüte haben sich aus den Vorblättern derselben Laubsprosse entwickelt. Das Stützblatt ist abgeschnitten. $^3/_4$ natürl. Größe. In beiden Figuren die Blumenkrone abgefallen. Nach einer Photographie gezeichnet.

können demnach die Bedingungen zur Laubsproßbildung durch verschiedene äußere Eingriffe geschaffen werden.

Diese eben geschilderten Fälle treten in Übereinstimmung mit den Untersuchungen Dostal's (1911), der an Stecklingen von Circaea durch Entfernung der Stützblätter aus jeder Region der Pflanze immer nur Laubsprosse, niemals Blüten oder Ausläufer erhielt.

2. In den Blattachseln der nächst höheren Nodi kommen die Blütenknospen zur Streckung und Entfaltung, im Verlaufe des weiteren Wachstums tritt eventuell auch die Verzweigung der Blüten aus den Achseln der Vorblätter ein (Fig. 1, 2, 3, 5).

An dem unteren Teile der Blütenregion kann es nun vorkommen, daß aus den Vorblättern der Blüten nicht wieder Blüten, sondern Laubsprosse oder Blattrosetten entsprießen (Fig. 2, 3, 4, 6). Es tritt ein

plötzlicher Wechsel vom blühbaren Zustande zum vegetativen ein, wobei aber gleichzeitig höher oben an der Spitze des Sprosses noch immer Blütenknospen angelegt werden. Die Umwandlung ist eine lokal eingeengte. Daß dieser Wechsel ein rein örtlicher oder zeitlich begrenzter ist, ersieht man auch daraus, daß in einem Falle auf der einen Seite eines Knotens ein Blütenstand mit vier Blüten entstand, während sich auf der anderen Seite nur eine Blüte mit einem Laubsproß an ihrer Basis vorfand (Fig. 3, Nodus 4).

Auch an ein und derselben Blüte kann auf einer Seite eine Blüte, auf der anderen ein Laubsproß auftreten.

Diese Labilität in der Entwicklung der Anlagen trat mehrfach auf in dem unteren Teile der blühenden Region. Sie kam aber auch wiederholt an der Spitze von Pflanzen vor, die schon eine Höhe von 20 cm erreicht hatten. Das Beispiel in Fig. 4 zeigt, daß am achten Knoten, nachdem vorher am sechsten und siebenten Knoten die Blütenknospen sitzengeblieben waren — ohne äußere Eingriffe — sich Laubsprosse entwickelt hatten. In einem anderen Falle war einer von diesen Laubsprossen in das Blütenstadium eingetreten.

Es kam ferner vor, daß eine 12 Knoten starke Pflanze mit Ausnahme der unteren Laubsproß bildenden Knoten überhaupt nur einfache Blüten produzierte, ohne Ausbildung eines Blütenstandes. An diesen Blüten entsproßten aber unten Laubsprosse, höher oben am Stengel Blattrosetten und zum Schlusse überall Knöllchen.

Es zeigten sich aber auch Fälle, wo in den Blattachseln ausschließlich nur grüne Luftknöllchen auftraten, ein Resultat, das immer mit sehr mangelhafter Wurzelbildung oder Schädigung der Wurzeln durch zu hoch konzentrierte Lösungen einherging, so daß das Überwiegen in der Produktion der organischen Substanz gegenüber der Aufnahme der Aschenbestandteile bei gleichzeitigem Wassermangel augenscheinlich war.

3. Ein besonderes Interesse bietet noch die Spitze der Pflanzen. Sie war in einzelnen Fällen am Abschlusse des Versuches noch in normalem Wachstum, Blätter und Blüten erzeugend. In anderen Fällen ging sie unvermittelt in ein Knöllchen über, das seinerseits eventuell wieder Seitenknöllchen trieb. Sehr schön waren aber manchmal Übergänge in folgender Weise zu sehen. Die Internodien wurden immer kürzer, die Blätter gleichzeitig kleiner; sie gingen des weiteren in eine Blattrosette über, die dann schließlich in ein Knöllchen überführte.

Einmal konnte ich an der Spitze auch eine eigentümliche Häufung von Blütenknospen beobachten, in der Weise, daß mehrere Nodi mit sehr kleinen Laubblättern dicht aneinander gedrängt waren, während die Blütenknospen, viel größer als diese, sich zu einem Knäuel zusammenballten und wie ein Blütenknospenknöllchen aussahen — ein intensives Hervortreten des blühbaren Stadiums gegenüber dem vegetativen.

4. Auch an den Blatt- und Blütenorganen selbst ergaben sich morphologische Abweichungen. Die Vorblätter der Blüten, die normal kleine, lanzettliche, ganzrandige Blättchen sind, waren öfters doppelt so lang als normal und hatten die Form des fortgeschrittenen Laubblattes, eiförmig mit gezähntem Rande.

Zweimal wurde die vollkommene Spaltung der sonst röhrigen Blumenkrone beobachtet. In zwei Fällen konnte ich auch petaloide Ausbildung des Kelches sehen, indem die sonst ganz grünen Kelchblätter breite, weiße Mittelstreifen zeigten.

5. Sehen wir nun nach den Ursachen dieser eben geschilderten Labilität im Bereiche des Chlorophyllapparates, die ja in beiden Versuchsjahren zur Beobachtung kam, so muß ebenso wie bei den Unregelmäßigkeiten hinsichtlich der Bildungsprodukte an den in die Lösung tauchenden Achsenteilen auch hier konstatiert werden, daß die Höhe der Lösungskonzentration von keinem Einflusse war, da die Labilität bei allen Konzentrationen in Erscheinung trat und die Unregelmäßigkeiten in ein und demselben Kulturgefäß mit normaler Ausbildung wechseln konnten.

Wir wissen aus den Untersuchungen von Goebel (1898, 1908), Klebs (1903, 1906), Vöchting (1893) u. a., daß es möglich ist, eine Pflanze durch Wechsel der Ernährungsbedingungen vom blühbaren Stadium zum vegetativen überzuführen und umgekehrt, oder die Pflanze zu zwingen, auf ein und demselben Stadium zu verharren, oder ein im normalen Entwicklungsgange auftretendes Stadium zu überspringen. In den dargelegten Versuchen trat der Wechsel der Erscheinungen aber auf, obwohl die äußeren Verhältnisse für das Wachstum der Pflanzen scheinbar möglichst konstant gehalten wurden.

Diese Konstanz wurde aber augenscheinlich durch die Art und Weise der Kultur nicht erreicht, und es muß, wie schon im sechsten Abschnitte dargetan wurde, auch für die Labilität im Bereiche des Chlorophyllapparates die Wasserkultur überhaupt und das häufige Erneuern der Lösungen mit den dabei auftretenden Begleiterscheinungen verantwortlich gemacht werden.

Die Erkenntnis, daß die Konzentration der Nährlösung auf die qualitative Ausgestaltung der an den Vegetationspunkten entstehenden Knospen keinen Einfluß hatte, ferner die Tatsache, daß die Achimenes-Pflanzen sich bei Wasserkultur außerordentlich plastisch erwiesen, müssen nun die Ausgangspunkte bilden für neue experimentelle Untersuchungen in der Hoffnung, die Grenze unserer Kenntnisse über die Bedingungen des pflanzlichen Gestaltungsvermögens etwas weiter stecken zu können.

## Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

1. Die anläßlich früherer Versuche gewonnene Anschauung, daß bei Wasserkultur an in der Lösung befindlichen Sproßteilen von Achimenes-Stecklingen bei hoher Konzentration der Nährstoffe Laubsprosse, bei niedriger Konzentration aber Zwiebelknöllchen entstehen, muß dahin abgeändert werden, daß in allen Konzentrationen, welche nicht ein Wurzelwachstum verhindern, nur Zwiebelknöllchen gebildet werden. Dies ist auch bei Erdkultur der Fall. Wahrscheinlich infolge der Eigentümlichkeiten der Wasserkultur und infolge des in den Versuchen eingehaltenen Kulturvorganges geschieht es aber, daß an diesen außerordentlich plastischen Pflanzen in der Lösung nicht nur Knöllchen, sondern auch Laubsprosse und Mittelbildungen zwischen beiden in Erscheinung treten. Die Knöllchen können des weiteren sich verzweigen oder an der Spitze in einem Laubsproß übergehen ebensowie Laubsprosse an der Spitze verknollen können. Diese Bildungsunterschiede sind an keine Lösungskonzentration beschränkt, sie treten an verschiedenen Pflanzen eines Kulturgefäßes, ja selbst an ein und derselben Pflanze auf.

2. Dieselbe Labilität in der Ausgestaltung von Sproßanlagen zeigt sich auch an dem an der Luft befindlichen Sproßteile. Es können an den Vegetationspunkten desselben Blüten- und Laubsprosse, Blattrosetten und grüne Knöllchen gebildet werden. Sehr häufig wurde ohne beabsichtigte äußere Beeinflussung ein Übergang vom blühbaren zum vegetativen Stadium beobachtet, in der Weise, daß an den Blüten oder Blütenständen nicht wieder Blüten wie normal, sondern Laubsprosse Blattrosetten oder Knöllchen entstehen. Auch hier zeigen sich diese Verschiedenheiten an ein und derselben Pflanze oder auch an ein und demselben Blütenstande.

3. Bei diesen Versuchen wurde wiederholt die Dialyse der Blumenkrone und Petalodie der Kelchblätter beobachtet.

4. Unter denselben Versuchsbedingungen kultivierte Solanumstecklinge (mit Blättern) zeigten in verschieden hoch konzentrierten Lösungen kein abweichendes Verhalten. Sie bildeten Ausläufer und an diesen Knöllchen.

5. Die Versuchsergebnisse Noel Bernard's (1902), welcher aus den Luftknospen von entblätterten Solanumstecklingen bei hoher Konzentration Knöllchen, bei niedriger Laubsprosse erhielt, konnten von mir nicht bestätigt werden. Es traten in allen Versuchsreihen immer nur Laubsprosse auf.

---

Herrn Geheimrat Professor Dr. Karl v. Goebel erlaube ich mir auch an dieser Stelle für die Überlassung von Versuchsräumen und Arbeitsmaterial, sowie für Unterstützung mit Literatur meinen ergebensten Dank auszusprechen.

München, Mitte November 1912.

---

## Literaturnachweis.

1) Artari, Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf die Entwicklung einiger grüner Algen. Pringsheim's Jahrbücher 1904, pag. 609.
2) Doposcheg-Uhlár, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 1911, Bd. CII.
3) Ders., Frühblüte bei Knollenbegonien. Flora 1912, Bd. CIV.
4) Dostal, Zur experimentellen Morphogenese bei Circaea. Flora 1911, Bd. CIII.
5) Goebel, Organographie der Pflanzen, 1898.
6) Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.
7) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, 1903.
8) Ders., Über künstliche Metamorphosen. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle 1906.
9) Knight, A selection from the physiological and horticural papers. London 1841.
10) Laurent, Recherches experimentales sur la formation d'amidon dans les plantes. Bull. Soc. royale de Botanique de Belgue 1887, pag. 243.
11) Ders., Recherches sur la nutrition carbonnée des plantes vertes. Revue général de botanique 1904, pag. 202.
12) Livingston, Chemikal stimulation of a green alga. Bull. Torrey bot. club 1905, Vol. XXXII, pag. 1.
13) Ders., Notes on the physiology of Stigeoclonium. Bot. gazette 1906, Vol. XXXIX, pag. 297.

14) Molliard, Action morphogenetique. Revue général de botanique 1907.
15) Noël Bernard, Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux. Compt. rend. de l'Acc. de sc. 1902, Tome CXXXV, pag. 243.
16) Ders., Recherches expérimentales sur les Orchidées. Revue général de botanique 1904, pag. 471.
17) Ders., L'Evolution dans la Symbiose. Ann. des sciences nat. Bot. 1909, 9em Série, Tome IX.
18) Palladin, Die Eigentümlichkeiten der Fermentarbeit in lebenden und abgetöteten Pflanzen in Abderhalden: Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung 1910, Bd. I.
19) Raciborki, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora 1896, Bd. LXXXII.
20) Schreiner und Sullivan, Concurrent Oxydation and Reduction by roots. Bot. gaz. 1911, Bd. LI.
21) Vöchting, Über die Bildung der Knollen. Bibl. bot. 1887, Heft 4.
22) Ders., Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlegung der Blüten. Jahrb. für wissenschaftl. Bot. 1893, Bd. XXV.
23) Ders., Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. für wissenschaftl. Bot. 1903, Bd. XXXIV.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

# Beiträge zur Kenntnis des Scheitelwachstums und der Verzweigung bei Selaginella.

Von **Arthur Wand.**

(Mit 45 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

Pteridophyten und Blütenpflanzen scheinen einander bezüglich der Art und Weise des Scheitelwachstums gegenüberzustehen; bei jenen erfolgt es meist mit Hilfe einer Scheitelzelle, wie in zahlreichen Fällen nachgewiesen werden konnte, bei den Blütenpflanzen aber mittels einer Zellgruppe, deren Zellen man als „Initialen“ bezeichnet. Einige Pteridophyten, darunter in erster Linie die zur Gattung Selaginella gehörenden Pflanzenarten, stellen, wie in ihren morphologischen Verhältnissen, so namentlich auch in den ontogenetischen (entwicklungsgeschichtlichen) Vorgängen Zwischenbildungen der beiden genannten Abteilungen des Pfanzenreiches dar. So durfte angenommen werden, daß auch hinsichtlich des Scheitelwachstums nicht alle Spezies oder nicht alle Sprosse eines Individuums ein und demselben Typus folgen möchten. Tatsächlich ist auch schon bei einigen Selaginellen ein Wachstum mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle oder ein solches mit Initialen beobachtet worden. Daraus entstand für mich die besondere Frage, ob Übergänge zwischen beiden Arten des Wachstums bei Selaginellen vorkommen. Meine ersten Untersuchungen bewegten sich in dieser Richtung. Doch bald stellte es sich heraus, daß die Verzweigung in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Scheitelwachstum steht. Das erweist sich denn auch als Grund für die auch heute noch immer bestehende Unklarheit in dieser Frage. Bei den Lycopodineen kommen die neuen Vegetationspunkte ohne Beziehung zu den Blattanlagen durch Gabelung eines vorausgegangenen Vegetationspunktes zustande. Bei den Moospflanzen höchster Entwicklungsstufen, vor allen bei den Laubmoosen, entstehen neue Sprosse in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt unter bestimmen Blattanlagen. Bei den Phanerogamen werden neue Sprosse ganz allgemein in den Achseln der Blattanlagen

gebildet. Daraus ergibt sich die weitere Frage, ob auch in dieser Beziehung bei den Selaginellen Übergänge vorhanden sind.

Beiläufig habe ich auch Untersuchungen über die Zahl und Verteilung der Blätter, ferner über die Regeneration bei Selaginellen angestellt.

Das Material, welches der Bearbeitung zugrunde lag, entstammte den reichhaltigen Sammlungen des Kgl. botanischen Gartens zu Göttingen. Die Benutzung desselben wurde mir in entgegenkommender Weise gestattet.

Besonders schätzenswert war für mich die große Anzahl der sehr schwer kultivierbaren S. lepidophylla, die schon von Wojinnowić bearbeitet ist. Seinen Untersuchungen lagen jedoch trockene Exemplare aus Mexiko zugrunde, so daß eine Nachuntersuchung mit frischem Material notwendig erschiene, zumal da sich herausgestellt hat[1]), daß die trockenen Exemplare nicht weiter lebensfähig sind[2]).

Zu ganz besonderem Danke bin ich meinem von mir hoch verehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. A. Peter, dafür verpflichtet, daß er mich auf die hochinteressante Familie der Selaginellen aufmerksam gemacht hat. Die Direktiven, die er mir während der Ausführung der Arbeit gab, waren für mich von hohem Wert.

## Historisches.

Die ersten Angaben über das Scheitelwachstum der Selaginellen macht Russow[3]) mit folgenden Worten:

„Mehrere Scheitelzellen, durch Größe nur wenig oder kaum verschieden von den übrigen Zellen der äußersten Schicht, finden wir bei Lycopodium Chamaeparissus und annotinum, ferner bei Selaginella arborescens, Pervillei, Wallichii, Lyallii“; „mir ist wenigstens nicht gelungen, mit Sicherheit eine Scheitelzelle bei denselben wahrzunehmen, und durch die Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb ist das Vorhandensein einer Scheitelzelle keineswegs konstatiert“. „Bei den letztgenannten Lycopodium- und Selaginella-Arten ist am Stammscheitel entschieden nicht eine Scheitelzelle vorhanden. Bei Selaginella arborescens, Pervillei, Wallichii und Lyallii ist die Anordnung der Zellen des Vegetationskegels derartig, daß wir uns denselben zusammengesetzt denken können aus fächerförmig nach außen divergierenden Zelllinien, deren jede an ihrem äußeren Ende fortwächst. Bei S. serpens, Martensii, hortensis, viticulosa dagegen läßt der stets verhältnismäßig scharf zugespitzte Kegel

---

1) Bull. de la Soc. botan. 1898, Tome XXXV, pag. 109. Leclerc du Sablon.

2) Gutachten auf dem Gebiete der angewandten Botanik in den Jahresberichten der Vereinigung für angewandte Botanik 1908, Bd. VI. C. Rick, Sind die eingeführten Pflanzen von Selaginella lepidophylla tot oder lebendig?

3) Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen usw. Mém. de l'Acad. de St. Petersb., VII$^{eme}$ sér., Tome XIX, No. 1. Petersburg 1872.

an seiner Spitze eine deutlich durch Größe und Form ausgezeichnete Scheitelzelle wahrnehmen, während bei Lycopodium und Selaginella arborescens, Pervillei, Wallichii, Lyallii der stets stark gerundete stumpfe Vegetationskegel an seinem Scheitel nicht eine durch Größe vor den übrigen ausgezeichnete Zelle erkennen läßt.“

Angaben über die Art der Untersuchung und eingehendere Beschreibungen finden sich in der Arbeit nicht. Diese Ungenauigkeit veranlaßte Strasburger[1]) S. Wallichii eingehender auf ihr Scheitelwachstum hin zu untersuchen, und er fand, daß diese Art mit zwei Scheitelzellen wächst. Angaben über Modifikationen und Verzweigung macht er aber auch nicht.

Diese Mitteilung weicht insofern von den Beobachtungen an den von mir untersuchten Arten ab, als bei denjenigen unter diesen, die mit zwei Scheitelzellen wachsen, jede Scheitelzelle von vier statt fünf Flächen begrenzt werden. Eine Nachuntersuchung von S. Wallichii habe ich indessen nicht angestellt.

Ein Jahr später stellte Hegelmaier[2]) bei S. spinulosa fest, daß diese Art mit zwei übereinanderstehenden gesonderten Initialgruppen wächst. Die äußere soll eine gegen die inneren Meristeme scharf abgegrenzte dermatogenähnliche Schicht bilden, und ihre Zellen sollen sich nur durch antikline Wände teilen, oder es sollen doch perikline Teilungen erst in einer gewissen Entfernung vom Scheitel zur Bildung der Blätter erfolgen; die innere unter dieser äußeren liegende Initialgruppe soll dagegen das ganze Innengewebe erzeugen, so daß also Periblem und Plerom aus ihr hervorgehen. Auch Nägeli[3]) hat S. „ciliata“[4]) untersucht und an dem Stammscheitel ein und derselben Pflanze bald ein dem Siphonogamenscheitel ähnliches Verhalten, bald eine unzweifelhafte Scheitelzelle gefunden.

Bruchmann[5]) stellt dies alles in Abrede. Nach ihm wächst S. selaginoides ebenso wie S. Lyallii mit einer Gruppe von Zellen am Stammscheitel, die ganz wie eine Dermatogenschicht der höheren Pflanzen aussieht.

Treub[6]) fand bei S. Martensii außer zwei- auch dreischneidige Scheitelzellen.

Andere Arten von Scheitelwachstum wurden bisher nicht gefunden.

Die Angaben über die Verzweigung bei S. Martensii widersprechen sich. Pfeffer bezeichnet diese als dichotomisch. Treub sucht nachzuweisen, daß die Verzweigung in ganz anderer Weise, als sie bei Pfeffer angegeben ist, vor sich gehe. In nicht unbedeutender Entfernung von der Scheitelzelle erhebe sich eine Zellwulst, die anfangs ohne Scheitelzelle wachse und später eine vierseitige Scheitelzelle aufweise. Bruchmann hat später S. spinulosa[7]), Lyallii[8]) und andere unter-

---

1) Strasburger, Eduard, Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Botan. Ztg. 1873.

2) Hegelmaier, F., Zur Kenntnis einiger Lycopodiinen. Botan. Ztg. 1874.

3) Tageblatt der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte.

4) Nach Angabe von Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Peter irrtümlicherweise für spinulosa.

5) Bruchmann, H., Untersuchungen über Selaginella spinulosa. Gotha 1897.

6) Treub, M., Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii Spring. Musée Botan. de Leide, 6. II. 1875.

7) Bruchmann, H., Untersuchungen über Selaginella spinulosa. Gotha 1897.

8) Bruchmann, H., Von den Vegetationsorganen der Selaginella Lyallii. Flora 1909, Bd. XCIX.

sucht und die Verzweigung bei diesen als modifiziert dichotomisch bezeichnet. Auch die von S. Martensii hält er entgegen der Auffassung von Treub für eine solche.

Das regelmäßige Auftreten von Regenerationssprossen ist bislang nur selten und an wenigen Arten beobachtet. Goebel[1]) berichtet, daß er in den Dichotomiewinkeln von S. grandis regelmäßig Sprosse gefunden habe, die sich bald weiter entwickeln, wenn man sie abschneidet und feucht hält.

## Technik.

Die Präparation der Objekte begegnete anfangs solchen Schwierigkeiten, daß sie mir kaum überwindbar erschienen. Um von vornherein Präparate zu bekommen, aus denen sich bündige Schlüsse ziehen ließen, versuchte ich mit Hilfe der Mikrotomtechnik die Scheitel der Pflanzen in feine Schnitte zu zerlegen, die einmal in der Ebene der ganzen Pflanze, dann senkrecht zu dieser und zuletzt quer geführt wurden. Bei einigen Arten gelang dies ohne weiteres. Wurden jedoch Pflanzen genommen, die eine starke Cuticula an den Sprossen und Blättern zeigten, so gelang es nicht, einwandfreie Schnittserien zu bekommen, da die Messer ausbrachen, das Paraffin nachgab und die mitgerissenen Cuticulateilchen den Scheitel zerstörten. Im allgemeinen bewährte sich folgende Methode.

Die Objekte wurden auf 24 Stunden in Flemming'sche Lösung gelegt und zwar wurde die schwächere der stärkeren vorgezogen. Darauf kamen die Scheitelsprosse in einen Spüleimer, in denen sie 24 Stunden lang mit fließendem Wasser ausgewaschen wurden. Um die Objekte in Paraffin einschließen zu können, mußten sie vorsichtig entwässert werden. Zu diesem Zwecke wurden diese für je 2 Stunden in 10, 20 usw. bis 90 %igen Alkohol gelegt. In dem 90 %igen Alkohol verbleiben sie 1 Tag und gelangen dann auf 5 Stunden in 100 %igen Alkohol. Die Überführung hat mit der allergrößten Vorsicht zu geschehen, da sonst Kollaps nicht zu vermeiden ist. Darauf gelangen sie auf 1 Tag in eine Mischung von absolutem Alkohol und Xylol im Verhältnis 3 : 1. Diese Mischung hält man am besten vorrätig. Eine Mischung während des Übertragens ist durchaus zu vermeiden. Sind die Objekte von der Flüssigkeit ganz durchtränkt, so führt man sie in reines Xylol über, in dem sie solange bleiben, bis sie durchsichtig sind. Das jetzt folgende Einbetten in Paraffin mußte wiederum mit der größten Vorsicht geschehen. Zu dem reinen Xylol wurde nach und nach Paraffin vom Schmelzpunkt 52° gegeben und das Gefäß in das obere Fach des Paraffinofens gestellt. Ist genügend viel Paraffin zugeführt, so gießt man den Inhalt des Gefäßes in eine große Uhrschale und stellt diese wieder in den Paraffinofen, wo das Xylol langsam verdunstet. Die Temperatur darf 55° nicht überschreiten. Am nächsten Tage entfernt man das Paraffin möglichst von der Uhrschale und gibt bereits geschmolzenes Paraffin von höherem Schmelzpunkt hinzu. Hier bleiben die Objekte, bis sie ganz mit Paraffin getränkt sind. Man erkennt dies daran, daß Probeabgüsse keine weißen Stellen in und an den Objekten erkennen lassen.

Bei denjenigen Arten, deren Cuticula sehr stark ausgebildet ist, wurden die Objekte in Paraffin vom Schmelzpunkt 60° gelegt. Es ist hierbei jedoch sehr zu

---

1) Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. Flora 1905, Bd. XCV.

beachten, daß die Wärme im Ofen die Temperatur von 61° nicht übersteigt, da sonst ein Schrumpfen und damit Unbrauchbarwerden der Präparate unvermeidlich ist.

Oft gelang es jedoch nicht, auf diese Weise brauchbare Präparate herzustellen. Ich wurde also gezwungen, eine andere Methode anzuwenden.

Sehr willkommen erschien mir daher eine Angabe Pfeffer's[1]) in seinen Untersuchungen über „Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella". Die genaue Befolgung derselben ergab mir jedoch unbefriedigende Resultate. Ich wandte darauf verdünnte 10%ige Kalilauge an, in der die Objekte 5—10 Stunden verblieben. Darauf wurden sie unvollkommen ausgewaschen und in 100%igen Alkohol gelegt. Am nächsten Tage legte ich sie in Wasser und dann auf sehr kurze Zeit in ältere, abgestandene Eau de Javelle, dessen Wirkung ich unter dem Mikroskop verfolgte. Wurde die Zeit des Einwirkens recht bemessen, so gewann ich Präparate, die nicht das geringste zu wünschen übrig ließen.

---

## 1. Selaginella Kraussiana

wird schon seit längerer Zeit in unseren Gewächshäusern kultiviert. Ihre Heimat ist Süd- und Ostafrika.

S. Kraussiana zeichnet sich, makroskopisch betrachtet, mit einigen ihr nahe verwandten Arten vor anderen Selaginellen dadurch aus, daß ihre Sprosse kriechen oder etwas aufsteigen, sich schwach verzweigen und keine deutlich gestielten wedelartigen Sproßsysteme zeigen. Die Sprosse enthalten ferner meist zwei lateral verlaufende Stelen und zeigen sich, im Querschnitt betrachtet, auf jeder Lateralseite eingebuchtet. Wird der Hauptsproß abgeschnitten, so können sich aus den unteren Seitensprossen Hauptsprosse entwickeln, besonders wenn ihnen die Möglichkeit gegeben ist, die immer schon angelegten Stützwurzeln zu entwickeln. Rein äußerlich betrachtet, erscheint der Hauptsproß als ein Monopodium, dessen Nebenäste sich wechselseitig entwickeln. An den Sproßgliedern befinden sich beiderseits lateral je 4 Seitenblätter, deren Zahl an allen Internodien konstant ist. Auf der dorsalen Seite des Sprosses stehen ebenfalls wechelseitig acht kleinere Blätter, die sogenannten Mittelblätter. Über die Stellung der Mittelblätter zu den Seitenblättern läßt sich etwas allgemein Gültiges nicht aussagen. Wie schon oben bemerkt stehen die Blätter je in zwei Längsreihen am Sproß. Diese Stellung läßt sich genauer präzisieren, wenn man ihr Verhältnis zu den beiden lateralen Einbuchtungen des Sprosses ins Auge faßt. Die Seitenblätter stehen

---

1) Botanische Abhandlung auf dem Gebiete der Morphologie und Physiologie, herausgegeben von Hanstein 1871.

an der ventralen Seite dieser Einbuchtungen, die Mittelblätter an der dorsalen.

Der Scheitel des Hautsprosses ist, von der Flächenseite betrachtet, breit und halbkugelförmig abgestumpft. An älteren Sprossen, besonders auch Nebensprossen, bemerkt man eine allmähliche Abnahme der Breite, so daß der Scheitel parabelförmig abgerundet ist.

S. Kraussiana wächst an dem Scheitel des Hauptsprosses (Fig. 1) und an den Scheiteln der Seitensprosse 1. und in gewissen Fällen auch 2. Ordnung mit zwei Scheitelzellen. Jede Scheitelzelle ist tafelförmig, oft an der dem Inneren des Scheitels zugewandten Seite etwas verbreitert und steht senkrecht zu einer durch die ganze Pflanze gelegten Horizontalen. Im Querschnitt erscheint eine solche Scheitelzelle rechteckig. Die längere Seite des Rechtecks ist der stärker gekrümmten Seite der im Querschnitt des Scheitels erscheinenden Ellipse zugewandt. Beiden von vier Flächen begrenzten Zellen ist eine Fläche gemeinsam. Diese durchzieht den ganzen vorderen Teil des Scheitels und teilt ihn als sogenannte Mediane in zwei Hälften. Zwei Flächen, die dem Gipfel des Scheitels zugewandte und die dieser gegenüberstehende innere sind nach außen gewölbt. Die beiden Zellen gemeinsame Fläche hat mit einer Ellipse große Ähnlichkeit.

Die Segmentierung ist verschieden (Fig. 1). Einmal wird eine im Querschnitt dreiseitige, dann eine im Querschnitt vierseitige Zelle nach der der Mediane abgewandten Seite abgeschnitten. Das dreiseitige Segment wird gebildet, um dem Scheitel die nötige Breite und Rundung zu verleihen. Nach einer der eben angeführten Arten der seitlichen Segmentierung entsteht eine perikline Scheidewand, die die ursprüngliche tafelförmige Zelle in zwei von ungefähr gleicher Größe zerlegt. In der grundseitigen Zelle tritt zuerst eine Zellteilung parallel zur Mediane ein. Diese Teilung findet sich jedoch nur am Hauptsproß oder an den Seitensprossen 1. und 2. Ordnung und hat die Aufgabe den Scheitel zu verbreitern, besonders bei kurz darauf folgender Verzweigung. In anderen Fällen findet man erst Teilung senkrecht zur Mediane, also periklin und dann tritt eine antikline Scheidewand auf.

Die seitlichen Segmente (Fig. 1, 4) teilen sich in der Weise, wie es schon von Pfeffer für S. Martensii beschrieben worden ist. Durch eine perikline Scheidewand wird die ursprüngliche Zelle in eine äußere und innere zerlegt. Die äußere Zelle teilt sich dann noch einmal durch eine oder zwei antikline Scheidewände. Die innere Zelle wird

im Gegensatz zur äußeren zuerst durch eine perikline und dann abwechselnd anti- und perikline Scheidewände zerlegt.

Beobachtet wurde auch, daß sich die nach dem Inneren des Scheitels abgeschnittene Zelle durch drei perikline Scheidewände teilt. In einem Falle konnte auch zuerst eine antikline Scheidung beobachtet werden. Beide Teilzellen waren jedoch ungleich groß. Die der Mediane angelagerte größere Zelle teilte sich dann regelmäßig periklin.

Verschiedentlich (Fig. 3 links) konnte auch in einer Scheitelzelle eine Scheidewand beobachtet werden, die von der äußeren gewölbten Seite der Zelle nach der Mediane verlief. Die Ursache dieser Art von Zellteilung in der Scheitelzelle muß in dem Bestreben gefunden werden, den Scheitel möglichst auszuwölben.

Die Seitensprosse sind schwächer als der Hauptsproß, solange sie in Abhängigkeit von diesem bleiben. Der Seitensproß gibt zuerst einen Seitensproß 2. Ordnung nach der von dem Hauptsproß abgewandten

Fig. 1. Scheitelwachstum am Seitensproß 2. Ordnung (mit einer Scheitelzelle).

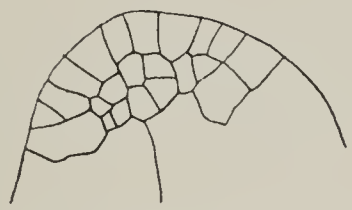


Fig. 2. Scheitelwachstum am Hauptsproß (mit zwei Scheitelzellen).

Seite ab. Bei kräftigeren Seitensprossen geht dieser Seitensproß 2. Ordnung sofort dazu über Sporangien zu entwickeln. Bei schwächeren Pflanzen entstehen diese Fruktifikationssprosse erst bei der zweiten Teilung des Sprosses.

Die Zahl der an den Sproßgliedern der Seitensprossen befindlichen Blätter ist dieselbe wie am Hauptsproß. Auch die Anordnung der Blätter am Seitensproß stimmt mit der am Hauptsproß überein. Bei günstigen Nahrungs- und Wasserverhältnissen wird der Nebensproß kräftiger und kann, wenn die Wurzelträger, die immer angelegt werden, jedoch oft verkümmern, sich entwickeln können, Seitensprosse in derselben reichen Zahl abgliedern wie der Hauptsproß.

Der Nebensproß entsteht am Hauptsproß zwischen einem Mittel- und Seitenblatt. Der Seitensproß wird bald breiter, ebenso verbreitert sich der Blattgrund eines Mittelblattes und so scheint es, als ob der Seitensproß aus der Blattachsel entstünde. Die Entstehung ist jedoch extraaxillär. Die Lage des Seitensprosses fällt also mit der Lage der Einbuchtung am Sproß zusammen. Da die Seitensprosse 2. Ordnung an den Seitensprossen 1. Ordnung dieselbe Stellung einnehmen, wie

der Seitensproß 1. Ordnung am Hauptsproß, so liegen alle Verzweigungen in einer Ebene.

Die Breite des Scheitels am Seitensproß ist geringer als die des Hauptsprosses und nimmt mit der Entfernung von letzteren mehr und mehr ab. Die Scheitel der Fruktifikationssprosse sind kegelförmig und walzig und im Querschnitt fast kreisförmig.

Die Seitensprosse 1. Ordnung führen wie die Hauptsprosse zwei Scheitelzellen, bei kräftigen Pflanzen oft auch noch die 2. Ordnung. Die Segmentierung ist ebenfalls dieselbe wie am Hauptsproß. Die antikline Teilung der grundseitig abgegliederten Zellen der ursprünglichen Scheitelzelle, die zur Verbreiterung dient, kommt ebenfalls vor, besonders vor der Ausgliederung eines Seitensprosses.

Ganz verschieden von dem Scheitelwachstum des Hauptsprosses ist jedoch die Segmentierung an Sprossen 2. und höherer Ordnung (Fig. 2). Hier findet sich eine im Querschnitt dreiseitige Scheitelzelle,

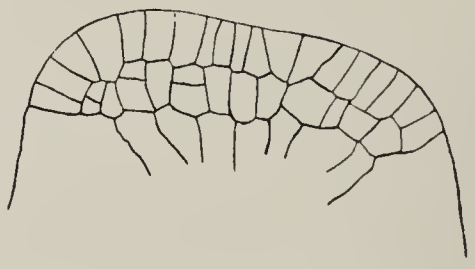


Fig. 3. Verzweigung am Hauptsproß. Neubildung der Scheitelzellen im letzten Segment auf beiden Seiten. Ursprüngliche Scheitelzelle stellt ihr Wachstum ein.

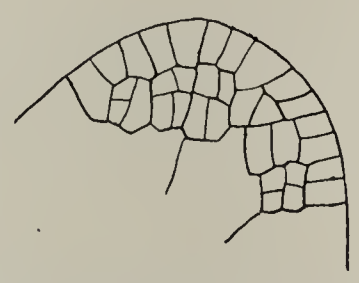


Fig. 4. Verzweigung am Hauptsproß. Ursprüngliche Scheitelzelle führt den Hauptsproß weiter. Bildung der Scheitelzelle des Seitensprosses im letzten Segment.

die in derselben Weise segmentiert wie die von Pfeffer und später von Treub genau beschriebene Scheitelzelle bei Selaginella Martensii.

Noch auffälliger ist die Beobachtung, die an Fruktifikationssprossen gemacht wurde (Fig. 6 links). Dort findet sich niemals ein Wachstum mit ein oder zwei Scheitelzellen, sondern eine nicht genau anzugebende Zahl von Initialen übernimmt die Zellbildung. Das Scheitelwachstum mit Initialen findet sich auch an vegetativen Seitensprossen höherer Ordnung.

Die Art der Verzweigung am Hauptsproß ist eine verschiedene (Fig. 3). An kräftigen Hauptsprossen stellen die ursprünglichen beiden Scheitelzellen ihr Wachstum ein. In den beiderseitigen letzten Segmenten entstehen dann neue Scheitelzellen. Mediane der neuen Scheitel ist nun auf beiden Seiten die Scheidewand, welche von der damalig ursprünglichen Segmentzelle eine im Querschnitt dreieckige oder tafelförmige Zelle abschnitt. Die diesen angelagerten Zellen werden die

Mutterzellen der Scheitelzellen der beiden neuen Sprosse. Ferner wurde auch beobachtet (Fig. 4), daß die ursprünglichen Scheitelzellen weiter wuchsen und die Führung am Hauptsproß übernahmen, während in dem letzten Segment aus den beiden randständigen Zellen die Scheitelzellen des Seitensprosses hervorgehen.

Die Verzweigung an den Seitensprossen (Fig. 6) unterscheidet sich wesentlich von der am Hauptsproß. Dies ergibt sich schon daraus, daß die Seitensprosse höherer Ordnung ein anderes Scheitelwachstum zeigen als die Hauptsprosse. Es zeigte sich, daß in dem Stadium das Wachstum mit zwei Scheitelzellen in ein solches mit einer Scheitelzelle übergeht, in welchem ein Fruktifikationssproß abgegliedert wird. Die neue Scheitelzelle entsteht durch eine Scheidewand, die von der oberen Fläche der Mutterscheitelzelle ausgeht und von der Mediane sich entfernend in Verbindung mit der grundsichtigen Wand der Scheitelzelle tritt. Die darauf folgende Segmentierung ist dieselbe wie bei Selaginella

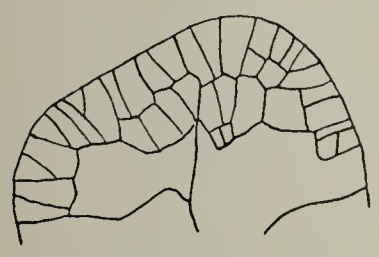


Fig. 5. Verzweigung am Seitensproß 1. Ordnung (links Abgliederung eines vegetativen Sprosses).

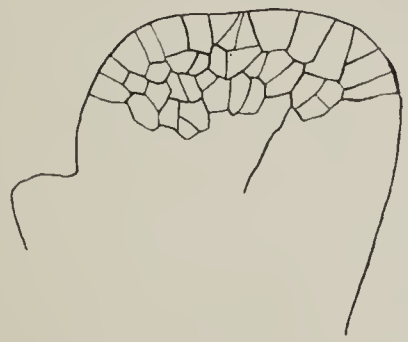


Fig. 6. Verzweigung am Seitensproß 1. Ordnung (links Abgliederung eines Fruktifikationssprosses).

Martensii. Auf der anderen Seite entsteht in nicht unbedeutender Entfernung eine Initialgruppe, die durch ihre Segmentierung den Fruktifikationssproß aufbaut.

In solchen Seitensprossen (Fig. 5), die nicht sofort einen Fruktifikationssproß, sondern erst einen vegetativen Sproß erzeugen, wurde folgende Verzweigung beobachtet. Auf der einen Seite der Mediane entstehen zu beiden Seiten der auf der grundseitigen Wand senkrecht stehenden Scheidewand die Scheitelzellen des den ursprünglichen Seitensproß fortführenden Astes. Auf der anderen Seite der Mediane wird eine im Querschnitt dreiseitige Zelle abgeschnürt. Diese entsteht durch eine Scheidewand, die von der Außenfläche des Kegels sich nach der ursprünglichen Scheitelzellwand erstreckt.

Aus den angeführten Beobachtungen geht hervor, daß S. Kraussiana am Hauptsproß und an den Seitensprossen 1. und auch noch 2. Ordnung, wenn der Seitensproß 1. Ordnung einen vegetativen Sproß ab-

gegliedert hat, mit zwei Scheitelzellen wächst. An den Seitensprossen, die einen Fruktifikationssproß erzeugen, geht das Scheitelwachstum über in ein solches mit einer dreischneidigen Scheitelzelle. Die Fruktifikationssprosse führen Initialen.

Die Verzweigung muß als eine modifiziert dichotomische angesprochen werden, wie es Bruchmann schon für S. selaginoides und Lyallii, allerdings unter ganz anderen Verhältnissen vor sich gehend, festgestellt hat. Die beiden Teilungsäste wachsen verschieden schnell, so daß das ganze Sproßsystem als eine wickelähnliche Dichotomie bezeichnet werden kann. Sichere Angaben über Scheitelwachstum und Verzweigung von S. Kraussiana finden sich in der Literatur äußerst spärlich. Bruchmann schreibt in seiner Abhandlung[1]): „Vom Prothallium der großen Spore und der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten“ folgendes: „Das Scheitelwachstum fand ich mit dreiseitiger Scheitelzelle vor sich gehend, jedoch schien mir auch ein solches mit zweiseitiger nicht zu fehlen. Es ist aber sicher, daß bei dieser Pflanze namentlich an älteren Zweigen, so z. B. an den Ährenästen, auch ein Wachstum mit Initialen angetroffen werden kann.“ Ferner: „Bei der S. Kraussiana sind die nach den ersten kommenden Verzweigungen keine echten, sondern modifiziert dichotomische, welche in der Weise vor sich gehen, wie es Treub für S. Martensii ausführlich dargelegt hat.“

Diese Angaben sind auf Grund der Beobachtungen nur zum Teil aufrecht zu erhalten.

## 2. Selaginella umbrosa,

eine der größten Selaginellen, die in unseren Gewächshäusern kultiviert werden, ist eine amerikanische Art.

Die Sprosse erheben sich aus niederliegenden, Ausläufer treibendem Grunde zu einem unten unverzweigten (gestielten), oben mehrfach fiederig verzweigten, wedelartigen Sproßsystem, welches sich fächerartig ausbreitet. Näher charakterisiert wird die Pflanze dadurch, daß der stielartige Teil des wedelartigen Sproßsystems und die Ausläufer rot gefärbt und die Seitenblätter am ganzen unteren Rande und gegen die Spitze zu am oberen Rande ohne Haarzähnchen sind.

Der Sproß ist im Querschnitt kreisrund oder von der Seite etwas zusammengedrückt und wird von einem zentralen langgestreckten Gefäßbündel durchzogen. S. umbrosa besitzt ein außerordentlich großes Regenerationsvermögen. Oft scheint der Hauptsproß seine Wachstums-

1) Flora 1908, Bd. XCIX.

tätigkeit eingestellt zu haben. Betrachtet man jedoch nach einigen Tagen denselben Wedel, so kann man feststellen, daß der in seiner Wachstumstätigkeit scheinbar erloschene Hauptsproß mit erneuter Kraft einen Wedel treibt, der dem alten aufsitzt und ihn fortsetzt. Dieser Vorgang kann sich zwei bis dreimal wiederholen. Dasselbe Wachstum zeigen auch sehr oft die Seitensprosse. Die Unterschiede zwischen den alten und den neugebildeten Wedeln verwischen sich später, so daß nach einiger Zeit Abstufungen kaum noch zu erkennen sind. Ferner kann man häufig beobachten, daß sich jüngere Seitensprosse, aus denen normalerweise Fruktifikationssprosse hervorgehen, in auffälliger Weise verlängern und dann an der Spitze teilen. Einer der beiden Teiläste kann Ausgangspunkt eines neuen Wedels werden. Der zugehörige Seitensproß 1. Ordnung erscheint dann rückständig im Wachstum. Seitensprosse, aus denen normalerweise Fruktifikationssprosse hervorgehen, können sich verschieden verhalten. Während der eine im Wachstum zurückbleibt und Sporangien entwickelt, wächst der andere schneller und wird Muttersproß eines neuen Wedels.

Auffallend ist ferner das Auftreten von Adventivsprossen an dem unteren stielartigen Hauptsproß, also unterhalb des ganzen normal angelegten Wedelsystems. Sie erlangen niemals die Größe der unteren Seitensprosse, zeigen jedoch dieselben Regenerationserscheinungen wie diese. Sie entwickeln sich basipetal und stehen regelmäßig wechselseitig am Hauptsproß. Wachstum und Anlage von Stützwurzeln konnte nicht beobachtet werden.

Ein höchst eigenartiges Verhalten zeigen noch die Fruktifikationssprosse. Man kann häufig beobachten, daß sie in vegetative Sprosse übergehen und dann wieder Makro- und Mikrosporen entwickeln.

Das Wedelsystem scheint, makroskopisch betrachtet, monopodial aufgebaut zu sein. Die Zahl der Seitenblätter schwankt, wie die der Mittelblätter, zwischen 5. und 6.

S. umbrosa zeigt einen parabelförmig gekrümmten Scheitel. Seine Größe nimmt an den Seitensprossen mit zunehmender Entfernung derselben vom Muttersproß ab, die Form bleibt jedoch dieselbe.

Hauptsprosse und Seitensprosse (Fig. 7), eingeschlossen Fruktifikationssprosse, führen eine zweischneidige Scheitelzelle. Die außerordentlich große Regenerationsfähigkeit der Pflanze scheint mit der Konstanz der Scheitelzellen an allen Sprossen zusammenzuhängen.

Die Segmentierung ist ebenfalls in ihren Grundzügen dieselbe (Fig. 7). Von der zweischneidigen keilförmigen Scheitelzelle wird parallel zu einer Seitenwand ein im Längsschnitt parallel trapezförmiges Segment

abgeschnitten. In diesem bildet sich die erste Scheidewand periklin und schneidet nach innen ein kleines Segment ab. Dieses teilt sich periklin und dann abwechselnd anti- und periklin. In dem größeren äußeren Teile des ursprünglichen Segmentes entsteht zuerst im Gegensatz zum inneren eine antikline Scheidewand. Hierauf folgen gewöhnlich abwechselnd peri- und antikline Scheidungen. Oft kann man jedoch beobachten, daß sich eine durch die antikline Scheidewand abgespaltene Randzelle nochmals antiklin scheidet und dann regelmäßig weiter segmentiert.

Von großem Interesse ist die Abgliederung der Seitensprosse (Fig. 8). In nicht unbedeutender Entfernung vom Hauptsproß entwickelt sich genau seitlich eine der randständigen Zellen stärker und wölbt sich infolge des gesteigerten Wachstums und der Teilung der

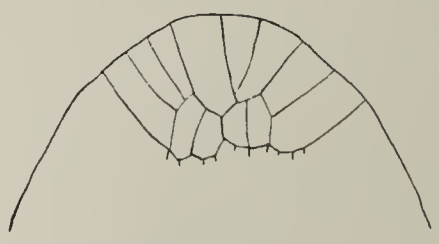


Fig .7.

Fig. 11.

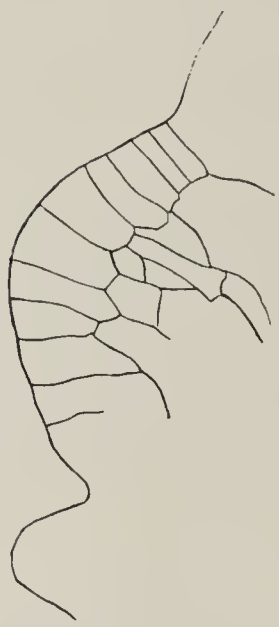


Fig. 8.

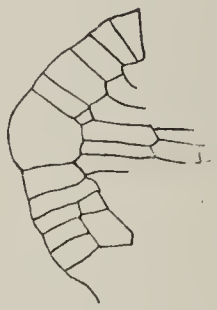


Fig. 9.

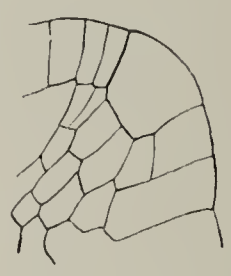


Fig. 10.

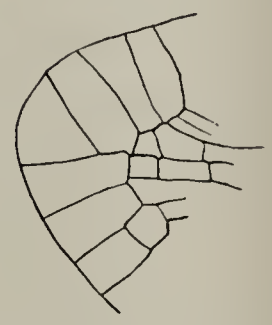


Fig. 12.

nach innen gelagerten Zellen hervor, so daß man schon bei schwacher Vergrößerung die Zellwulst, aus der der Seitensproß hervorgeht, erkennen kann. Auffällig ist, daß sich genau unterhalb der vergrößerten Randzelle (Fig. 9, 10, 11) zwei Reihen von Zellen herausbilden, die oft vier- bis fünfmal so lang als breit sind und die Verbindung mit dem zentralen Teil des Muttersprosses herstellen, aus dem sich die Stele entwickelt. Die von dem Strang seitlich gelegenen Zellen strecken sich unregelmäßig. Die hervorgewölbte und vergrößerte Zelle ist im Tangentialschnitt vierseitig und segmentiert sich abweichend von der Scheitelzelle am Hauptsproß und den älteren Nebensprossen. Es treten wechselseitig antikline Scheidewände auf, die sich jedoch nicht berühren und parallel zu der dem Scheitel zugewandten und ihr gegenüberliegenden Seite der vierseitigen Randzelle verlaufen. Durch das Wachstum der unteren

Wand der letzteren und durch das Nachschieben des zentralen Zellstranges werden die Segmente seitlich verschoben und zeigen später kaum noch Andeutungen, aus denen man auf ihre Herkunft und Entwicklung schließen kann. Die Zahl der auf diese Weise gebildeten Segmente ist jedoch sehr gering; mehr als drei bis vier konnte nicht beobachtet werden. Bald tritt eine Scheidewand auf (Fig. 12), die ein großes Segment abschneidet und eine andere, die von der Außenseite der führenden Zelle nach der zuletzt gebildeten Zellwand verläuft, schneidet eine zweischneidige Scheitelzelle von der Restzelle ab. Diese übernimmt die Führung des Sprosses und segmentiert weiterhin regelmäßig.

Der Seitensproß entsteht extra axillär und hat keine Beziehung zu einem Blatt oder einer Blattanlage.

### 3. Selaginella gracilis

wird selten in den Gewächshäusern der botanischen Gärten kultiviert. Ihre Heimat steht nicht fest. Angeblich stammt sie aus Polynesien.

Die Sprosse gehen nach einem unverzweigten, aufrechten stielartigen unteren Teil, rein äußerlich betrachtet, in ein zwei- bis dreifiederig verzweigtes Sproßsystem über. Die Hauptachsen sind von der Seite etwas zusammengedrückt und führen drei Gefäßbündelstellen die in einer Reihe so angeordnet sind, daß sich ihre flachen Seiten gegenüberstehen. Die Hauptachsen sind kräftig entwickelt. Die Fiederzweige 1. Ordnung zeigen meist zahlreiche Fiederzweige 2. Ordnung und an der Basis eine deutliche Anschwellung. Innovationszweige an Stelle der Fiederzweige 1. Ordnung wurden nicht beobachtet. Die Fiederzweige 2. Ordnung sind einfach oder zuweilen einmal pseudodichotomisch geteilt. Die Hauptsproßachse dreht sich oft in der Weise, daß die Seitensprosse 1. Ordnung an denselben beliebig verteilt sind. Bei oberflächlicher Betrachtung ist ein Scheitel des Hauptsprosses nicht zu entdecken. Eine genauere Beobachtung des Wachstums läßt jedoch erkennen, daß der unterste Sproß des obersten Fiederzweiges die Führung des Weges übernimmt. Es wird also der Scheitel eines Fiederzweiges erster Ordnung zum Scheitel des ganzen Wedelsystems. Dieser gibt die Führung später wieder an den untersten Zweig des von ihm gebildeten Fiederastes ab und so fort.

Zur Fruktifikation gehen nur die Seitensprosse 2. Ordnung über, welche dem Gipfel des Seitensprosses 1. Ordnung am nächsten stehen. Der Scheitel des letzteren geht ebenfalls in einen Fruktifikationssproß über, wenn er die Abgliederung von Seitensprossen aufgibt. Oft ent-

stehen unterhalb des normal entwickelten Wedelsystems Seitensprosse, die sich akropetal entwickeln und ein kümmerliches Wachstum zeigen.

Auffällig ist die Entstehung von Seitensprossen aus Wurzelträgeranlagen [1]). Während sich diese am unteren Teil des Hauptsprosses zu Wurzelträgern entwickeln, gehen sie am oberen Teile oft regelmäßig in Seitensprossen über, die im Gegensatz zu den Fiedersprossen 1. Ordnung dasselbe Verhalten im Wachstum zeigen, wie der Endsproß des Systems. Der unterste Seitensproß übernimmt also in jedem Falle die Führung des sich entwickelnden Wedelsystems. Haben sich mehrere Wurzelträgeranlagen zu Sprossen entwickelt, so stellt der Hauptsproß seine Tätigkeit ganz ein und die neuen Sprosse übernehmen allein den vegetativen Aufbau der Pflanze. Dasselbe tritt auch ein, wenn man den normalen Scheitel entfernt.

Im Gegensats zu anderen Selaginellen entstehen die Wurzelträger nicht auf der dorsalen, sondern auf der ventralen Seite. Oft kommen jedoch diese auf die dorsale Seite zu stehen, da sich der Hauptsproß dreht, wie schon oben bemerkt wurde.

Die Wurzelträger entstehen nicht zugleich mit der Verzweigung am Hauptsproß, sondern erst später. Auch Anlagen konnten nicht beobachtet werden. Oft erscheint an den unteren Innovationssprossen zuerst der Wurzelträger und dann der Sproß. Im Scheitelwachstum verhalten sich die aus den Wurzelträgeranlagen hervorgehenden Sprosse genau wie die normal angelegten. Wurzelträger konnten nur an Hauptsprossen beobachtet werden.

Rein äußerlich betrachtet erscheint das Wedelsystem als eine wickelähnliche Dichotomie. Die Zahl der Mittel- und Seitenblätter an den Sproßgliedern des Hauptsprosses beträgt 12, die in zwei Reihen zu je drei angeordnet sind. Ursprünglich stehen zwei Mittel- und Seitenblätter auf gleicher Höhe und wechseln in ihrer Anordnung miteinander ab. Durch Drehung und Wachstum des Hauptsprosses verändert sich jedoch bald ihre Lage.

Die Seitensprosse 1. Ordnung haben an ihren Sproßgliedern nur je vier Mittel- und Seitenblätter.

Die Form des Scheitels am Hauptsproß ist im Längsschnitt halbkugelförmig abgestumpft. Im Querschnitt betrachtet erscheint er als Ellipse. Am größten ist die Scheitelzelle des Wedels, der das Sproßsystem jedesmal abschließt. Alle anderen sind entsprechend

---

1) Vgl. Goebel, Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen usw. Flora 1905, Erg.-Bd., pag. 197.

ihrem Abstande kleiner, auch derjenige des Seitensprosses, der später das Scheitelwachstum des Wedelsystems übernimmt, bis dieser führender Sproß geworden ist. Die anfänglich zickzackförmige Richtung des Hauptsprosses gleicht sich bald zu einer geraden Linie aus.

Der Scheitel des Hauptsprosses (Fig. 13) wächst mit Initialen. Jedenfalls ist eine Anordnung der Segmente, aus der man auf eine Regelmäßigkeit der Teilung einiger oder einer Zelle schließen könnte, nicht zu beobachten.

Die Seitensprosse 1. Ordnung (Fig. 14), wenn man den Mittelsproß eines jeden Wedels so betrachten darf, zeigen anfangs auch ein Scheitelwachstum mit Initialen. Nachdem jedoch die ersten Seitensprosse 2. Ordnung abgegliedert sind (Fig. 15), geht er zum Scheitelwachstum mit zwei Scheitelzellen über. Nach kurzer Zeit wird auch

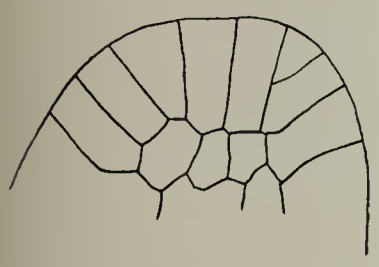


Fig. 13.

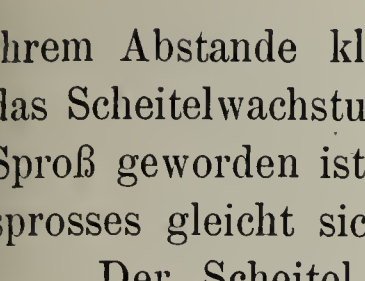


Fig. 15.

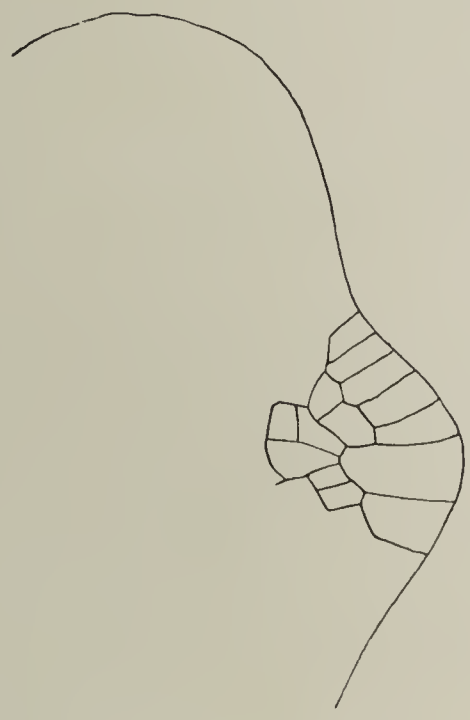


Fig. 14.

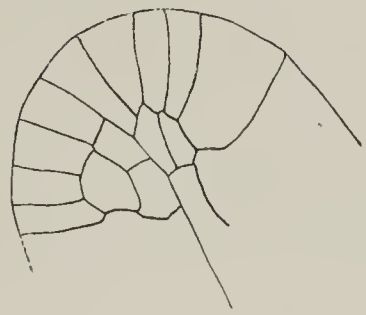


Fig. 16.

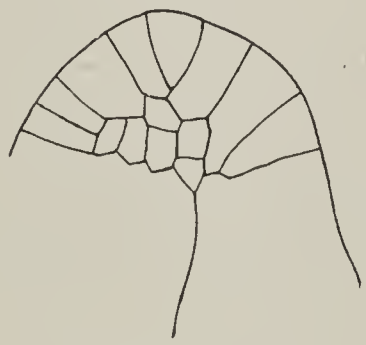


Fig. 17.

dieses aufgegeben (Fig. 16 u. 17) und der Sproß wächst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Die Segmentierung beim Wachstum mit zwei Scheitelzellen (Fig. 15) geht in der Weise vor sich, wie es schon bei S. Kraussiana festgestellt wurde. Es entsteht eine Scheidewand parallel zur Mediane, welche die ursprüngliche Zelle in zwei einander ähnliche und auch anfangs gleich große Zellen teilt. Darauf wird von der der Mediane angelagerten Zelle ein Segment abgeschnitten, das grundseitig, also nach innen, liegt und im Längsschnitt quadratisch erscheint. Diese Art der Segmentation kommt beiden Scheitelzellen zu. Später treten, wenn der Sproß bestrebt ist eine Biegung auszuführen, Scheidewände auf, die von der äußeren Wand der Scheitelzelle nach dem unteren Teil der älteren Segmentwand gerichtet sind. Es entstehen auf die Weise

zwei Zellen, von denen die eine im Längsschnitt rechteckig, die andere dreieckig erscheint. Geht der Sproß zum Wachstum mit einer zweischneidigen Scheitelzelle über, so verbreitert sich der Scheitel und es tritt eine Scheidewand in einer der beiden Scheitelzellen auf, die eine im Längsschnitt dreiseitige Zelle abschneidet. In dieser entsteht dann eine Scheidewand, die parallel zur älteren Segmentwand verläuft. Die weitere Segmentation ist regelmäßig und die Fruktifikationssprosse führen ebenfalls eine zweischneidige Scheitelzelle.

Die Seitensprosse (Fig. 14) treten an dem Muttersproß genau seitlich hervor und stehen in der Regel kurz nach ihrer Hervorwölbung zwischen zwei jungen Blättern. Die Vorwölbung des Seitensprosses geht in einiger Entfernung vom Scheitel vor sich. Eine Teilung der an der Außenfläche gelegenen Zellen ist anfangs nicht zu beobachten, die Auswölbung muß daher auf eine Vergrößerung der darunter liegenden kleineren Zellen zurückzuführen sein. Später teilen sich die epidermalen Zellen längs und quer, zeigen also typisches Initialwachstum. Die Verbindung mit dem zentralen Teil des Muttersprosses wird später durch die dazwischen liegenden Zellen hergestellt.

### 4. Selaginella grandis[1]).

Ihre Heimat ist Borneo. Die Sprosse steigen aus wurzelndem, unterirdische Ausläufer treibenden Grunde auf und bilden ein mehr oder weniger deutlich gestieltes wedelartiges Sproßsystem, welches sich wiederholt gabelig verzweigt. Regenerationssprosse an jüngeren Gabelsprossen wurden nicht beobachtet. Der untere Teil des Hauptsprosses ist, im Querschnitt betrachtet, fast kreisrund und wird von einer Stele durchzogen, die seitlich abgeplattet ist. Der obere Teil des Hauptsprosses sowie alle Nebensprosse erscheinen im Querschnitt paralleltrapezförmig. Die längere Seite der flachen Gefäßbündelstele liegt parallel zur ventralen und dorsalen Seite des Sprosses. Rein äußerlich betrachtet, zeigt das Sproßsystem die charakteristischen Eigenschaften eines Monopodiums. Unterhalb des normal angelegten Wedelsystems entstehen basipetal wechselseitig Seitensprosse, die jedoch ein kümmerliches Wachstum zeigen. In einem Falle wurde beobachtet, daß nach sehr kurzer Zeit der Scheitel eines solchen Sprosses einen Fruktifikationssproß abgliedert und dann selbst Sporophylle entwickelt.

Normalerweise entstehen diese an den Seitensprossen nach vier- bis fünffacher Gabelung. Der Endsproß des Seitenzweiges geht immer

---

1) Vgl. Goebel, a. a. O.

kurz nach der Entstehung eines Fruktifikationssprosses am Scheitel ebenfalls in einen Fruktifikationssproß über. Der letzte Seitensproß ist anfangs im Wachstum etwas rückständig. Diese Ungleichheit wird jedoch bald ausgeglichen. Der Übergang der Fruktifikationssprosse in einen vegetativen Sproß wurde an dieser Art nicht beobachtet. Ehe ein jüngerer Seitensproß Fruktifikationssprosse entwickelt, stellt sich an ihm die Erscheinung ein, daß die Mittel- und Seitenblätter im Wachstum zurückbleiben. Dieses Verhalten konnte allgemein konstatiert werden.

Die Blätter der Seitensprosse verhalten sich ganz anders wie die des Hauptsprosses. Die Mittelblätter sind an beiden klein, während sich die Seitenblätter der Seitensprosse durch eine auffallende Größe auszeichnen.

Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20.

Die Anzahl der Blätter an den Sproßgliedern ist nicht mehr konstant. Ihre Zahl ist immer größer als am Hauptsproß, die Stellung dagegen dieselbe.

Die Wurzelträgeranlagen entstehen zugleich mit der Anlage der Seitensprosse, und zwar auf der ventralen Seite. Mit Ausnahme der Fruktifikationssprosse werden an den Gabelungen aller Sprosse Wurzelträger angelegt, die sich je nach den Feuchtigkeits- und anderen Verhältnissen entwickeln oder latent bleiben.

Die Form des Scheitels, der noch keinen Nebensproß abgegliedert hat, ist im Längsschnitt konisch abgerundet und erscheint im Querschnitt fast kreisrund. Seitensprosse, die sich reichlich verzweigen, zeigen Scheitel, welche im Längsschnitt nach oben kreisförmig abgerundet sind und was ihre Größe anbetrifft, den Scheitel des Hauptsprosses darin weit übertreffen.

Der Hauptsproß (Fig. 18) führt zwei Scheitelzellen, die in derselben Weise wie bei S. Kraussiana segmentieren. Modifikationen

treten schon an den ersten Seitensprossen auf, die einen auffällig großen frischgrünen Wedel zeigen, der auch, wie schon oben erwähnt wurde, durch die Größe der Blätter von dem Hauptsproß sehr verschieden ist. Einmal zeigte sich ein Wachstum mit vier Scheitelzellen

Fig. 21. Aufsicht auf den Scheitel (von der Fläche gesehen).

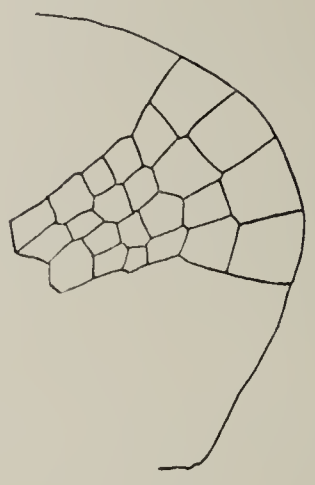


Fig. 22.

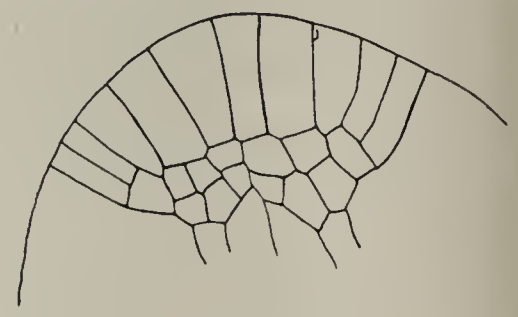


Fig. 23.

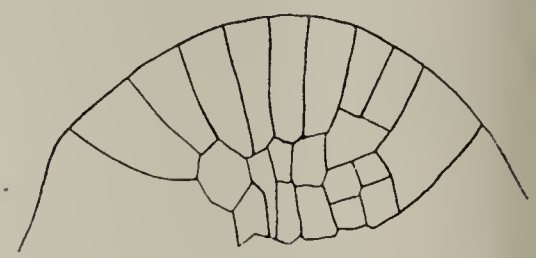


Fig. 24.

(Fig. 20, 21 u. 22), die in der Weise segmentieren, daß sie nach bestimmter Zeit zugleich vier Zellen abgliedern, die im Längsschnitt fast quadratisch erscheinen, deren Wände sich jedoch weit verzerren. Immerhin zeigt sich noch in größerer Entfernung von dem Scheitel eine ziemliche Regelmäßigkeit der Zellagen, da die Scheidewände ursprünglich alle in einer Höhe liegen. Weil sich jedoch der Scheitel auswölben muß

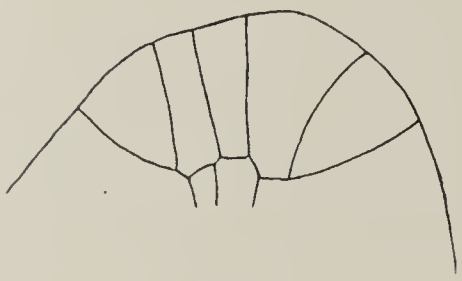


Fig. 25.

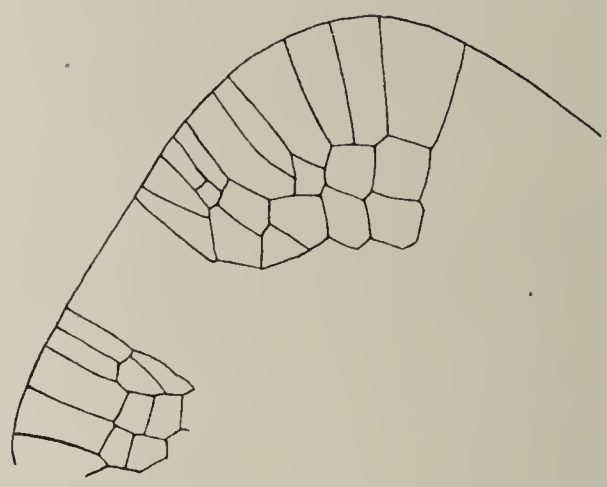


Fig. 26.

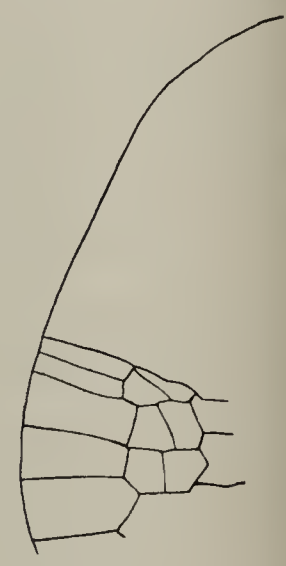


Fig. 27.

(Fig. 23 u. 24), was durch das eben beschriebene Scheitelwachstum nicht möglich ist, so treten nach bestimmten Zeiträumen in den mittleren der vier Zellen Scheidewände auf, die schräg von der äußeren Zellwand nach der der Mediane abgekehrten Seite verlaufen und im Längsschnitt dreiseitige Zellen abschneiden. Die beiden äußeren der vier Scheitelzellen

verlieren den Wert von Scheitelzellen und fungieren als Segmente. In dem nach der Mediane zu gelegenen Rest der mittleren Scheitelzellen entsteht eine perikline Scheidewand und bald darauf eine antikline, die das Wachstum mit vier Scheitelzellen wieder herstellen. Dieser Wechsel im Wachstum wurde öfter beobachtet. Die von der periklinen Wand nach innen abgeschnittenen Zellen zeigen dieselbe Segmentierung wie bei S. Kraussiana. Zuerst entsteht eine zur Mediane parallele Scheidewand, oft können auch deren zwei beobachtet werden. Darauf entstehen Segmente durch zur Mediane senkrechte Trennungswände usw. An jüngeren Sprossen (Fig. 25), die nicht mehr Seitensprosse abgliedern, also auch an Fruktifikationssprossen, treten die oben erwähnten Modifikationen des Scheitelwachstums nicht auf, sondern der Scheitel zeigt Wachstum mit zwei Scheitelzellen, die in derselben Weise segmentieren wie am Hauptsproß.

Die Seitensprosse (Fig. 26, 27) entwickeln sich in einiger Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses aus zwei Randzellen.

### 5. Selaginella lepidophylla.

Ihre Heimat ist Kalifornien, Mexiko und Texas.

In ihrem Habitus weicht Selaginella lepidophylla von den anderen Selaginellen bedeutend ab. Die Pflanzen sind kräftig, gedrungen gebaut und von mehr oder weniger ausgesprochenem Xerophytencharakter. Ihre Sproßsysteme sind rosettenartig gruppiert und wedelartig. Die Sprosse gehen von einem Rhizom aus und entstehen gleichseitig, so daß das ganze System schraubenartig aufgebaut ist. Die Sprosse erscheinen im Querschnitt ei- bis kreisrund. Die Stele, die in Einzahl vorhanden ist, liegt mit ihrer flachen Seite in der Ebene des Wedels. Dieser erscheint rein äußerlich betrachtet als Monopodium. Die Seitensprosse stehen wechselseitig und sind meist doppelt gefiedert. Sporophylle tragen die letzten Fiederzweige. Der Seitensproß ersten Grades geht nach Abgliederung von drei bis vier Seitensprossen selbst in einen fruktifizierenden Sproß über. In einigen Fällen konnte jedoch auch kein weiteres vegetatives Fortwachsen eines Seitensprosses beobachtet werden. Stirbt der Hauptsproß ab, oder wird er verletzt und abgeschnitten, so kann ein solcher Sproß die Fortführung des vegetativen Wachstums übernehmen. Weitere Innovationssprosse konnten nicht beobachtet werden.

Eine Verschiedenheit in der Größe der Mittel- und Seitenblätter kann man bei oberflächlicher Betrachtung nicht wahrnehmen. Sie erscheinen in ihrer äußeren Form und Größe beinahe völlig gleich.

Erst bei Anwendung einer schwachen Vergrößerung tritt ein kleiner Unterschied in der Form hervor.

Zwischen den Blättern der oberen und der unteren Seite des Stengels fällt jedoch sofort ein Unterschied auf, in dem alle Unterblätter an ihrem äußeren von dem nächst niederen bedeckten Rande rot gefärbt sind, während der übrige Teil die grüne Farbe behält. Die Blätter der oberen Seite sind vollständig dunkelgrün und werden auch nicht im Alter rot gefärbt.

Adventivsprosse entstehen an Nebensprossen, meist erst wenn der Wedel seine volle Ausbildung erhalten hat und anfängt abzusterben. Die Entwicklung der Adventivsprosse vollzieht sich derart, daß am Nebensproß homodrom Seitensprosse höheren Grades entstehen. Es

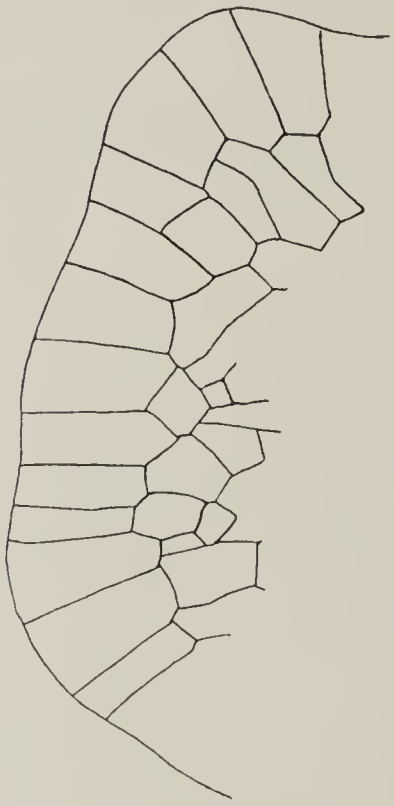


Fig. 28.

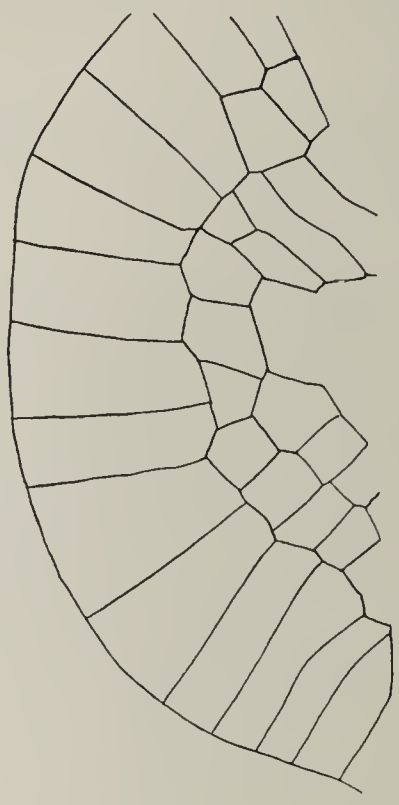


Fig. 29.

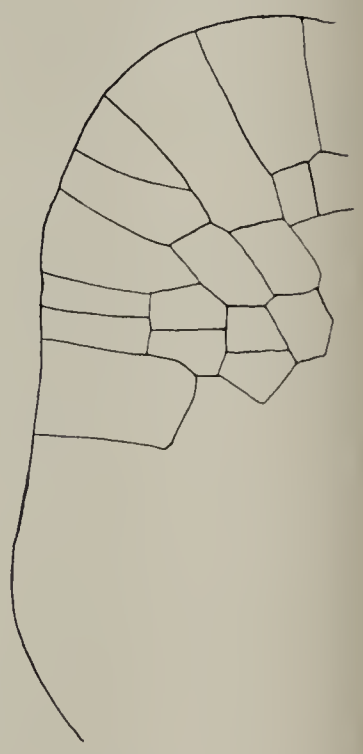


Fig. 30.

bildet sich eine Rosette und die Sprosse werden bald selbständig auch in ihrer Ernährung, da sich die Wurzelträgeranlagen in den Sproßgabeln entwickeln und Wurzeln aussenden. Diese Art der Vermehrung findet sich sehr häufig, so daß die Gärtner diese Neubildung von Pflanzen an älteren Wedeln in ausgiebiger Weise zur Vermehrung benutzen. An den Seitensprossen meist dritten Grades bilden sich immer die beiden letzten Triebe zu Fruktifikationssprossen um.

Wurzelträgeranlagen fanden sich bei allen Verzweigungen, und zwar entstehen diese zugleich mit der Anlage der Abzweigung und waren immer dorsal gelagert. Eine Entwicklung der Wurzelträgeranlage zu vegatativen oder fruktifizierenden Sprossen konnte bei S. lepidophylla nicht konstatiert werden.

Der Kegel erscheint im Querschnitt als Ellipse, deren schwächer gekrümmte Seiten ventral und dorsal am Sproß gelagert sind. Im Längsschnitt betrachtet, zeigt der Vegetationsscheitel die Form eines Halbkreises. Die Scheitel der Seitensprosse nehmen entsprechend ihrer Entfernung vom Hauptsproß an Größe ab und werden kegelförmig. Die Seitensprosse stehen wechselseitig am Hauptsproß. In der Scheitelregion verläuft dieser zickzackförmig gekrümmt, da er bei der Entstehung der Seitensprosse von diesen abgedrängt wird. Später verlieren sich diese Abweichungen.

Das Scheitelwachstum am Hauptsproß (Fig. 28, 29 u. 31) muß als typisches Initialenwachstum bezeichnet werden. Auch an den Seitensprossen 1. Ordnung finden sich noch Initialen; diese gehen jedoch bei der Entstehung der Fruktifikationssprosse verloren, und es entsteht schon bei der Anlage derselben eine drei- oft auch vierseitige Scheitelzelle (Fig. 33). Jedenfalls ist die Anzahl der Seiten nicht

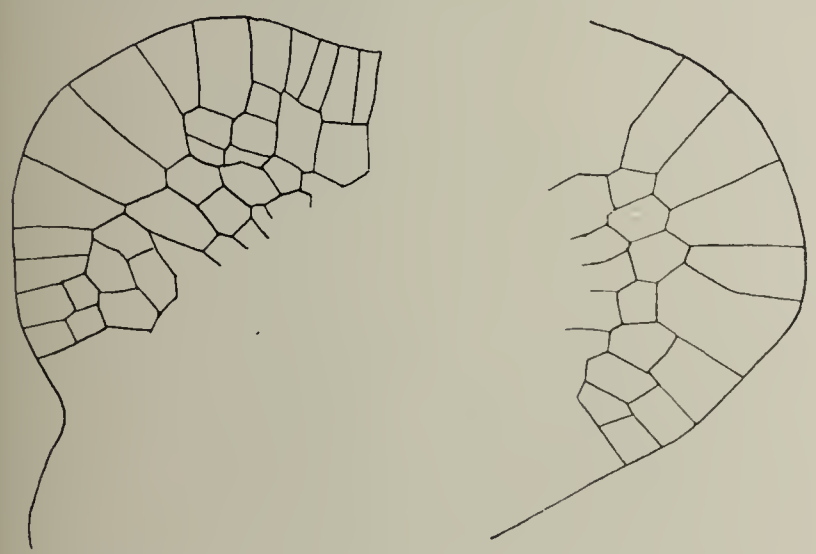


Fig. 31.



Fig. 32.

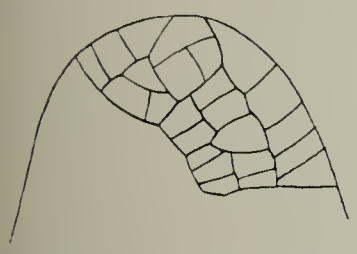


Fig. 33. Aufsicht auf den Scheitel (von der Fläche gesehen).

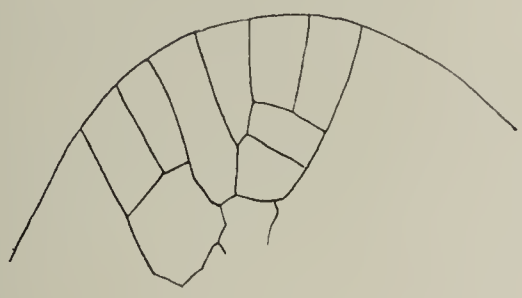


Fig. 34.

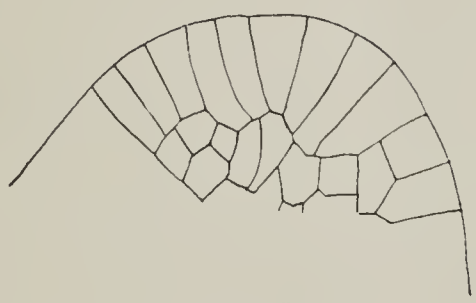


Fig. 35.

konstant. Die Art und Reihenfolge der Entstehung der Segmente scheint auch sehr variabel zu sein. Wir haben es hier also offenbar erst mit einer Entwicklung oder noch nicht ganz vollzogenen Rückbildung des Scheitelwachstums mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle zu tun. Der Längsschnitt eines Scheitels (Fig. 32), der mit einer Scheitelzelle wächst, zeigt insofern ein von der gewöhnlichen Art der Segmentierung abweichendes Bild, als in vielen Fällen die entstehende Scheidewand die grundsichtige Wand und nicht die gegenüberliegende trifft. Nur zweimal konnte letzteres bei alten Frukti-

fikationssprossen (Fig. 34, 35) festgestellt werden und außerdem einmal (Fig. 30) bei der Entstehung eines Fruktifikationssprosses am Seitensproß ersten Grades. Das Auftreten der Scheidewände in den Segmenten ist regelmäßig. Es entsteht zuerst eine perikline Wand, darauf in der äußeren Teilzelle eine antikline, in der inneren zuerst eine perikline und dann eine antikline.

Über eine Regelmäßigkeit in der Segmentierung bei Initialwachstum läßt sich nur aussagen, daß von Zeit zu Zeit eine perikline Wand in jeder randständigen Initiale auftritt, darauf wird die äußere Restzelle durch ein bis zwei antikline Wände zerlegt.

Schreitet ein Sproß zur Abzweigung eines Seitensprosses, so verbreitert sich dieser (Fig. 28) und es gehen aus den seitlichen Randzellen des Scheitels die Initialen des Haupt- und Nebensprosses hervor. Die Teilung ist also eine dichotomische. An den Seitensprossen 1. Ordnung konnte dieselbe Art der Verzweigung festgestellt werden.

### 6. Selaginella uncinata

wird schon seit längerer Zeit bei uns kultiviert, besonders eine Varietät mit irisierenden Blättern. Sie stammt aus dem südlichen China. Der Hauptsproß erscheint bei oberflächlicher Betrachtung als Monopodium. Zu beiden Seiten befinden sich wechselseitig Wedelsysteme. Die Sprosse sind niederliegend oder kletternd, überall wurzelnd und dorsiventral. An den Wedeln findet sich doppelte Fiederung. Vegetative Vermehrung geschieht nur durch Absterben der älteren Sproßglieder und dadurch entstehende Vereinzelung der jüngeren. Näher charakterisiert wird S. uncinata dadurch, daß die Seitenblätter überall am Rand ohne Haarzähnchen sind und daß sich der Sproß oft nur monostelisch mit Tendenz zur Tristelie verhält. Die Mittelblätter sind herzförmig ansitzend ohne deutlich gestieltes äußeres Ohr und nicht herablaufend. Die Stelen sind flach und liegen parallel zur ventralen und dorsalen Seite der Pflanze. Im Querschnitt erscheinen Haupt- und Nebensprosse kreisrund, oft auch schwach geflügelt. Die Mittelblätter stehen auf der dorsalen, die Seitenblätter auf der ventralen Seite. Zahl und Stellung der Blätter am Hauptsproß ist nicht konstant. An den Seitensprossen 1. Ordnung sind in der Regel je fünf Mittel- und Seitenblätter vorhanden. Auch hier ist die Stellung unregelmäßig.

Der Aufbau des Sproßsystems weicht sehr von dem an anderen Selaginellen ab. Der Gipfelsproß übernimmt nicht die Weiterführung des Sprosses, auch nicht einer seiner Seitensprosse 1. Ordnung, sondern unterhalb dieser entsteht später ein Seitensproß, der wiederum ein

Wedelsystem entwickelt. Die Entstehung der Seitensprosse ist wechselseitig. Später strecken sich die einzelnen Sproßglieder und es entsteht ein Sympodium. Auffallend ist ferner, daß sich die einzelnen Wedelsysteme mit ihren flachen Seiten gegenüberstehen. Durch spätere Drehungen der Sproßachse verliert sich diese Regelmäßigkeit. Jedenfalls läßt sich durch eine Pflanze mit mehreren Wedelsystemen keine gemeinsame Ebene legen.

Oft wird dieses Wachstum ergänzt durch Adventivsprosse, die an älteren Sproßgliedern entstehen und sich von unten nach oben, also akropetal entwickeln. Ihre Zahl ist nicht konstant, wie überhaupt die Entwicklung ganz von den örtlichen Verhältnissen abhängt. Die einzelnen Wedel können nicht Ausgangspunkt eines neuen Hauptsprosses werden, sondern sie sterben nach einer gewissen Zeit ab.

Tritt dieser Zustand ein, so entstehen Innovationssprosse, die sich zu beiden Seiten der Artikulation entwickeln, welche sich zwischen Haupt- und Nebensprossen findet. Ihr Ausgangspunkt ist also derselbe wie der der Stützwurzeln bei anderen Selaginellen, jedoch mit der Abweichung, daß ihre Anlage doppelseitig ist. In vielen Fällen entwickeln sich auch normalerweise Stützwurzeln aus diesen Anlagen, die sich reichlich verzweigen und eine große Länge erreichen können. Eine der beiden Anlagen bleibt jedoch in diesem Falle meistens unentwickelt. Stirbt der Seitensproß ab, so entstehen aus beiden Anlagen Seitensprosse, die sich in ihrem Wachstum genau wie Hauptsprosse und untere Adventivsprosse verhalten. Der Pflanze ist somit reichlich Gelegenheit gegeben sich vegetativ zu vermehren. Aus den beiden Stützwurzelanlagen entwickelt sich also entweder ein oder zwei vegetative Sprosse oder ein Sproß und eine Stützwurzel oder nur eine Stützwurzel. In letzterem Falle bleibt demnach eine Anlage, und zwar meist die dorsale latent. Zwei Stützwurzeln nebeneinander konnten nicht beobachtet werden. Meist entwickeln sich aus den ventralen Anlagen Stützwurzeln und aus den dorsalen Adventivsprosse. An den Seitensprossen konnten Stützwurzelanlagen nicht beobachtet werden.

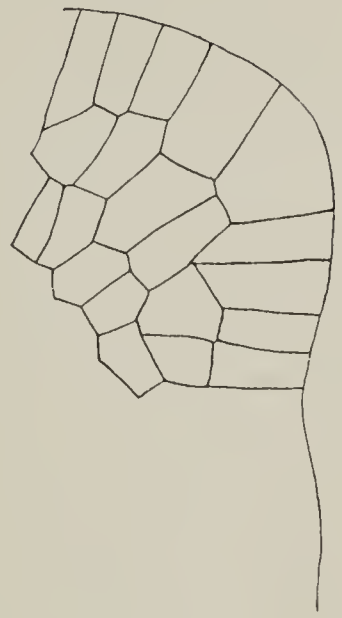


Fig. 36.

Die Nebensprosse entstehen genau seitlich und zeigen in ihrer Entstehung kein bestimmtes Verhältnis zu einem Blatt oder zu einer Blattanlage. Der führende Sproß, von dem sich die Seitensprosse abgliedern, ist immer größer und wächst schneller als dieser.

Der Vegetationskegel am sogenannten Hauptsproß ist im Längsschnitt betrachtet groß und halbkugelförmig abgerundet. Im Querschnitt erscheint er als Ellipse, deren schwächer gekrümmte Seite Ventral- und Dorsalseite der Sprosse sind. Die Größe der Scheitel nimmt mit zunehmender Abgliederung von Seitensprossen ab und ist dann ebenso wie die an den Seitensprossen höheren Grades kegelförmig abgestumpft. Das Scheitelwachstum ist bei S. uncinata sehr einförmig. Bei allen Vegetationskegeln wurde ein Scheitelwachstum mit Initialen gefunden.

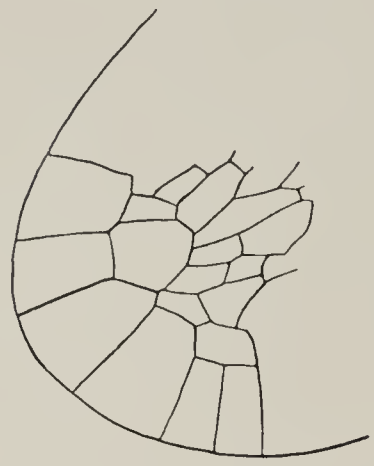


Fig. 37.

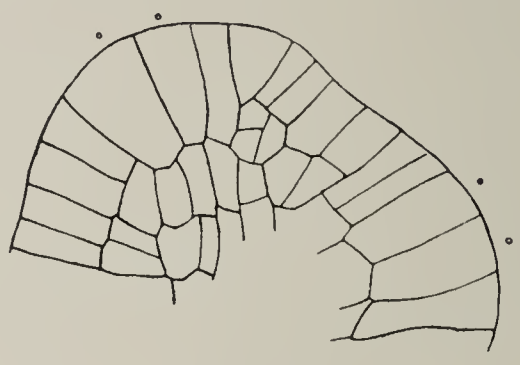


Fig. 38.

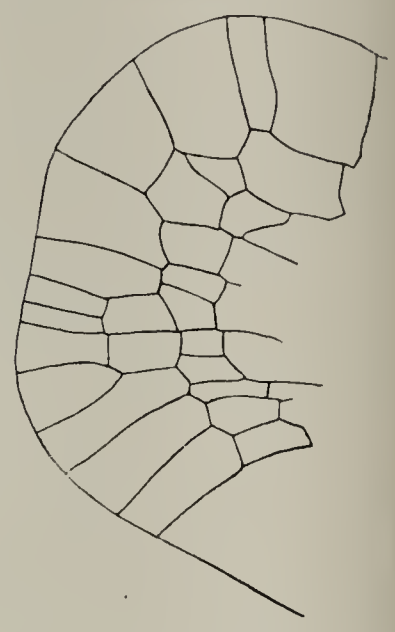


Fig. 39.

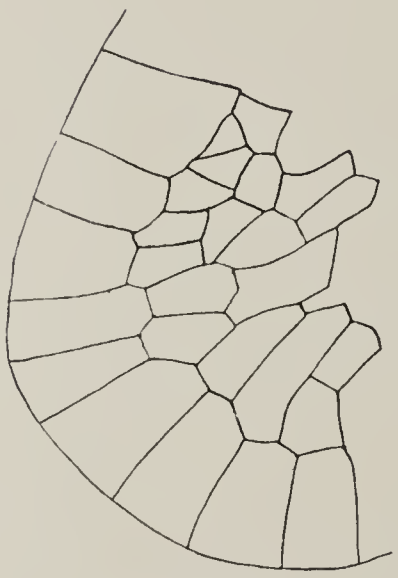


Fig. 40.

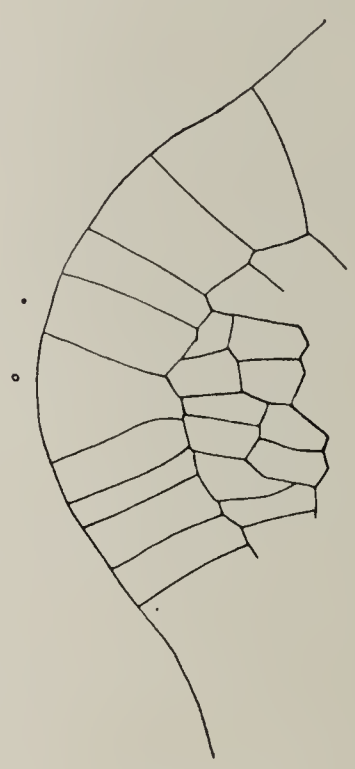


Fig. 41.

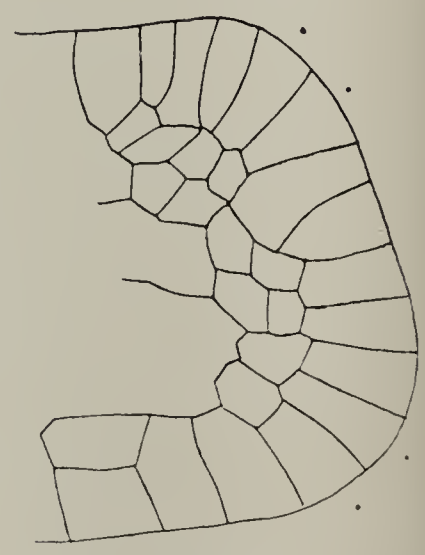


Fig. 42.

Es gelang nicht die Abgliederung von Zellen auf eine bestimmte Gesetzmäßigkeit zurückzuführen (Fig. 37, 39, 40, 45). In einigen Fällen (Fig. 36, 38, 41, 42, 43, 44) konnte jedoch beobachtet werden, daß sich zwei Zellen am Gipfel regelmäßig teilten. Nach innen wird eine Zelle abgegliedert, die sich zuerst längs und dann quer teilt. Die Mutterzelle teilt sich darauf ebenfalls längs und dann quer. Das nach dem Inneren des Scheitels abgeschnittene Stück ist immer kleiner als

das äußere. Eine Mediane wurde ebenfalls beobachtet. Es sind also geringe Ansätze oder Reste von Wachstum mit zwei Scheitelzellen vorhanden, wie es bei S. Kraussiana konstatiert werden konnte. Sehr deutlich werden diese Anzeichen, wenn die Pflanze vegetativ viel zu leisten hat, also an den Seitensprossen ersten Grades (Fig. 36, 38, 42, 43), da hier kurz nacheinander eine große Anzahl von Nebensprossen abgegliedert werden. Später verschwinden diese Anzeichen wieder (Fig. 45). Auch schon aus dem Grunde läßt sich die oben aufgestellte Behauptung rechtfertigen, weil sich die Seitensprosse am Hauptzweig immer aus zwei Randzellen entwickeln (Fig. 38, 41, 42, 44), welche eine Mediane bilden und nach innen kleinere Zellen abschneiden.

Über die Art der Verzweigung bei Selaginellen, die ein Wachstum mit Initialen aufweisen, ist sehr wenig Sicheres auszusagen. Bruch-

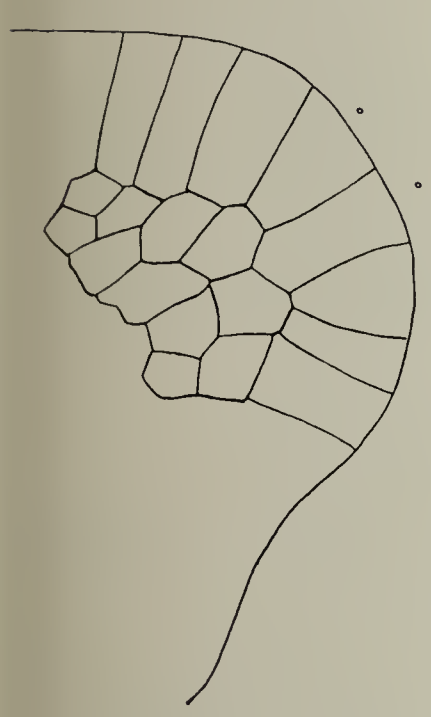


Fig. 43.

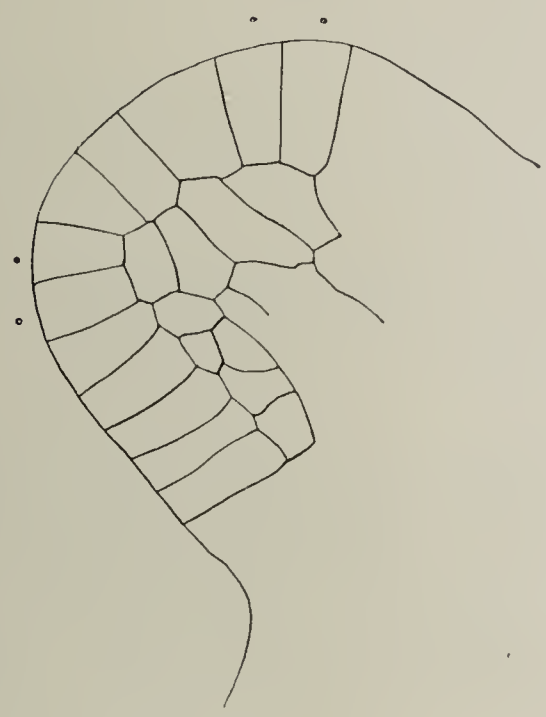


Fig. 44.

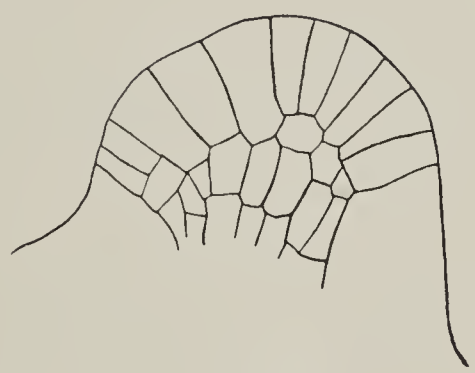


Fig. 45.

mann bezeichnet bei den von ihm untersuchten Selaginellen, die mit Initialen wachsen, die Verzweigung als eine modifiziert dichotomische.

Auch die Verzweigung von Selaginella uncinata (Fig. 38, 39, 42, 44, 45) muß als eine solche bezeichnet werden, da dieser immer eine Verbreiterung des Scheitels vorausgeht und die Initialen desselben ihr Wachstum einstellen. Die seitlich von diesen gelegenen Randzellen werden Initialen der Teilsprosse. An allen Sprossen ist die Verzweigung dieselbe. Fruktifikationssprosse konnten bei S. uncinata nicht beobachtet werden.

## Hauptergebnisse.

Der Scheitel der führenden Sprosse ist halbkugelförmig oder wenigstens annähernd halbkugelförmig, bei den Seitensprossen parabel-

förmig. Seine Größe nimmt mit zunehmender Entfernung vom führenden Sproß ab.

Übersicht über die Art des Scheitelwachstums an den untersuchten Spezies von Selaginellen.

S. Kraussiana.
Hauptsproß: zwei vierseitige Scheitelzellen.
Seitensproß zweiten und höheren Grades: eine dreiseitige Scheitelzelle.
Fruktifikationssproß: Initialen.

S. umbrosa.
Überall eine zweischneidige Scheitelzelle.

S. gracilis.
Hauptsproß: Initialen.
Seitensproß 1. Ordnung nach Abgliederung einiger Seitensprossen 2. Ordnung: zwei vierseitige Scheitelzellen.
Seitensproß 1. Ordnung später: eine zweischneidige Scheitelzelle.

S. grandis.
Hauptsproß: zwei vierseitige Scheitelzellen.
Seitensproß: vier vierseitige Scheitelzellen. (Kann als Modifikation des Scheitelwachstums mit zwei vierseitigen Scheitelzellen aufgefaßt werden.)
Sprosse höherer Ordnung: eine zweischneidige Scheitelzelle.

S. lepidophylla.
Hauptsproß: Initialen.
Fruktifikationssproß: eine drei- oder vierseitige Scheitelzelle (undeutlich). Wahrscheinlich Rückbildung vom Scheitelwachstum mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle.

S. uncinata.
Initialen. Geringe Ansätze oder Reste eines Scheitelwachstums mit zwei vierseitigen Scheitelzellen.

Bei allen Selaginellen entstehen die Seitensprosse genau seitlich ohne jede Beziehung zu einer Blattanlage. Später kann der Blattgrund eines anliegenden Blattes sich so stark entwickeln, daß der Sproß axillar zu stehen scheint.

Übersicht über die Art der Verzweigung bei den untersuchten Arten.

S. Kraussiana.
Hauptsproß: echt dichotomisch. (Die beiden ursprünglichen Scheitelzellen stellen ihr Wachstum ein.)
Seitensproß: dichotomisch. In einigen Fällen führt die ursprüngliche Scheitelzelle den Sproß weiter und es entstehen die Scheitelzellen des Seitensprosses in einiger Entfernung vom Mutterscheitel. (Modifikationen, siehe Abhandlung.)

S. umbrosa.
Seitensprosse entstehen in nicht unbedeutender Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses.

S. gracilis.
Seitensprosse entstehen in einiger Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses.

S. grandis.
An allen Sprossen entstehen die Seitensprosse in ziemlich bedeutender Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses.

S. lepidophylla.
Scheitel des Hauptsprosses verbreitert sich. An den beiden lateralen Eckseiten wölben sich die Scheitel der Tochtersprosse hervor. Dichotomie am Seitensproß höherer Ordnung undeutlich.

S. uncinata.
Alle Sprosse teilen sich modifiziert dichotomisch.

Unter Heranziehung der Ergebnisse von Treub und Bruchmann kann die Behauptung aufgestellt werden, daß Selaginellen, die mit einer Scheitelzelle wachsen, sich monopodial verzweigen, andere, die Initialen führen, echte oder modifizierte Dichotomie zeigen. Zwischen beiden Arten der Verzweigung gibt es Übergänge, so daß oft eine Entscheidung über die Art der Verzweigung unmöglich ist.

# The Determinative Action of Environic Factors Upon Neobeckia acquatica Greene [1].

By Dr. **D. T. Mac Dougal**

(With 14 figures in text.)

The march of development of the metameres in the ontogeny of a large number of seed-plants is attended with the formation of a series of foliar organs varying progressively through a wide range of form and structure from the nepionic leaves to the floral bracts. That these leaf-characters are indicative of a complex of morphogenic and physiologic characters essentially different, in the internodes which bear them, is well evidenced by the fact that the rejuvénation phenomena and the mature individuals which may follow propagation by metameres from the earlier or later part of the series may be widely different.

One phase of this behavior is illustrated by the work of Shull with Sium in which it was shown definitely that the rejuvenescence of a bud borne on any internode was followed by the formation of foliar organs the approximation of which to the true nepionic leaves corresponded to the nearness of the internode to the senescent or floral end of the series. (Shull, G. H., Stages in the Development of Sium cicutaefolium. Publ. Carnegie Inst. of Wash. Nr. 30. 1905.)

Still another phase of this matter is exhibited by plants in which for example, propagation from juvenile individuals representing the earlier part with the ontogenetic series results only in other juvenile individuals which do not display characters included in adults in which the entire progression to senescence has been followed. There is a confluence of thought toward acceptance of the conclusion that all of these facts must rest upon a definite physical basis of formative or specialized material characteristic of the stages of development and with

---

1) Diverse and changing usage has made necessary the citation of this plant also under the names of Nasturtium lacustre A. Gray, Roripa Americana Britton and Radicula aquatica (Eat.) Robinson, in correspondence with American botanists during the ten years in which it has been under cultivation.

respect to the various organs. (See Goebel, Organography of Plants. Part I, pag. 45 and 145. 1900.)

The fact that the structure of the leaves of any part of the series is generally of an obvious suitability for activity under the seasonal conditions in which they usually are formed has led many writers to assign a directly determinative action to the environment. The coincidence of amplitude of range in intensity of environic conditions and of correlated diversity of structure, as exemplified by Bidens Beckii, Cabomba, Ranunculus delphinifolius, Proserpinaca palustris, Sium cicutaefolium, and of Neobeckia the subject of the study described on the following pages, might be one of simple survival by fitness, or on the other hand, fitness might in itself be induced by the agencies encountered.

Any consideration of the matter raises the question at once as to how far the various forms of a polymorphic series are morphologi-

Fig. 1. Seedlings of Sium cicutaefolium grown as terrestrials.

cally determinative, following an unmodifiable proceedure, and to what extent the morphogeny of the metameres may be modified by manipulation of the external conditions affecting their development. The results of Shull cited above seem to show that the ontogeny of Sium is independent and that external conditions may be modified to increase the range of variability or to cause rejuvenescence at any stage, yet their influence goes no farther.

This variation may be illustrated by some results which the author obtained with Sium, in the New York Botanical Garden in 1903. Two series of germinating seeds in soil were made. One was treated in the ordinary manner and the other was submerged to a depth of 10 cm in water.

The seedlings germinated as terrestrials grew more rapidly than those under water and had a main root 2 to 3 cm long with a few lateral branches, and had also some adventitions roots arising from the

lower internodes of the stem, which were almost as long as the main root. The first leaf was of orbicular outline, sometimes cut nearly to the base, while in other specimens the first, second and sometimes the third leaves showed only crenation. The fourth leaf was visible on many of the seedlings on the above date (Fig. 1).

Aquatic seedlings developed an axis longer than that of the terrestrials with a slender main root of greater length and with fewer branches. The primary leaf was of a width not more than one-third of that of the terrestrial, not entire in any instance, but never divided to the base. The second and third leaves departed less from the form of the nepionic leaf than did the same organs in terrestrial plantlets (Fig. 2). Development was terminated in every case in five or six months after germination and no adult plants were secured from aquatic germinations. This result indicates that the seedling was exposed to an extreme of conditions and the divergence was probably as wide as might be produced. The death of the young plants may be ascribed to the unsuitability of the leaves for photosynthesis under submersion. Terrestrial plants a year old were of course able to endure submersion and produced finely dissected leaves comparable in spread and length with others unfolded in the air. So far as the forms of the leaves are to be taken into account the diversity noted above was well within the range of variation noted by Shull in seedlings grown as terrestrials.

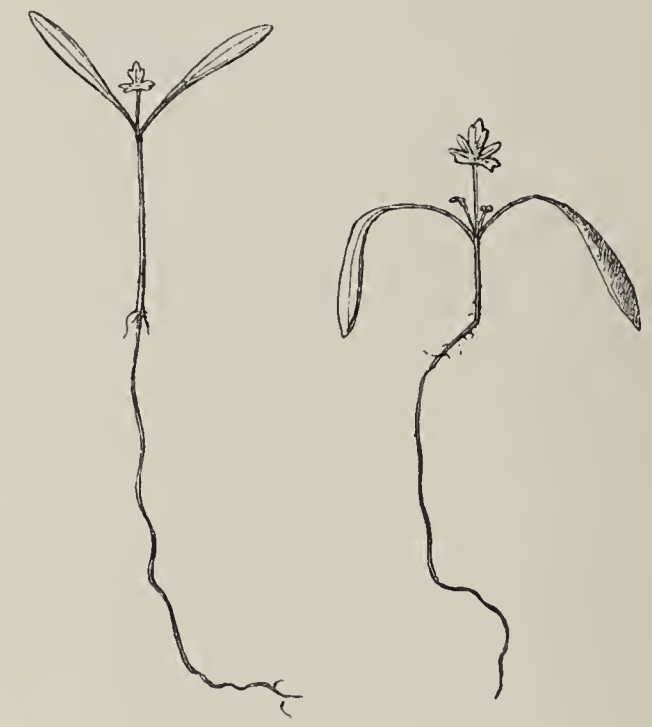


Fig. 2. Seedlings of Sium germinated as aquatics.

Some experimental cultures were begun in 1902 which might afford further opportunity for testing the generalizations noted above and also yield some information bearing upon the transmission of environic effects to successive generations. The present contribution is concerned with the first named subject: the inheritance of environic effects, or the transmission of „acquired“ characters is being treated in an extensive series of cultures at the various plantations of the Department of Botanical Research of the Carnegie institution of Washington, and it would not be profitable to discuss the fragmentary results now available.

Living plants of Neobeckia aquatica were obtained from the shores of South Bay of Lake Champlain in the autumn of 1902 and a few years later a socond supply was furnished by Prof. H. C. Cowles from pools in the vicinity of Chicago. Cultures from 1902 to 1906 were made in the soil and in water in the New York Botanical Garden. Living plants were taken to the Desert Laboratory in 1906 and grown under glass as well at the Montane plantation at 8,000 feet as terrestrials. Some of the individuals grown here were taken to the Coastal Laboratory at Carmel, California near the shore of the Pacific in 1910. Flowers were formed but once in the ten years and all reproductions were from cuttings.

Neobeckia is usually found rooted in the mud at the bottom of lakes and pools at a depth af 20 to 30 cm. Its most familiar aspect is that offered by the plant in bloom when an irregularly cylindrical stem extends above the surface of the water a few cm, the emersed part bearing a few oblong er oblong-ovate leaves or bracts subtending the terminal inflorescences. The submerged part of the stem bears finely dissected leaves and a dense cluster of these are usually found about the base of the stem. The plant is not found above the high water level. Almost any part of the shoot serves to propogate the plant and numerous individuals may be found upon the muddy strand between high and low water levels.

Nepionic leaves of seedlings have not come under observation during the course of this work. The emersion of aquatic individuals is usually followed by rejuvenescence consequent upon the changes in temperature, illumination, and moisture. The earlier leaves are entire or nearly so and successive organs show an irregularly progressive dissection of the laminae beginning at the base, which results in pinnatifid blades and finally carries the series on terrestrials into much divided organs in which the ultimate parts are narrow and strap-shaped (Fig. 3). These aerial dissected leaves have not the spread and extension of the submerged dissected leaves, and wide differences exist between the structures presented by the two types.

The senescent leaves of aquatics are formed on the terminal portions of stems above the surface of the water are in ordinary appearance quite like the senescent organs of terrestrials. No wild terrestrial plants have been found in which stems were formed, but it seems very probable that they may have been developed by many plants in a state of nature.

A number of cultures were made to ascertain the reaction of the plant under various environic conditions. Plants which had been grown

as terrestrials were placed in the water. Also cuttings including several internodes were thrown into tanks in which they floated freely. The rejuvenescence of these cuttings was characterized by the development at first of two or three ovate, serrate leaves, which passed through dissected stages into the filamentous types (Fig. 5). If small cuttings were used the nepionic leaves were broadest, but were still not so broad

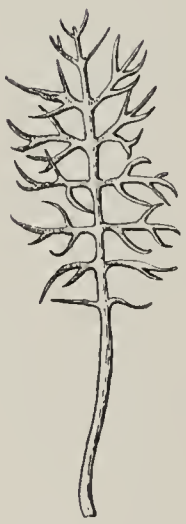


Fig. 3.

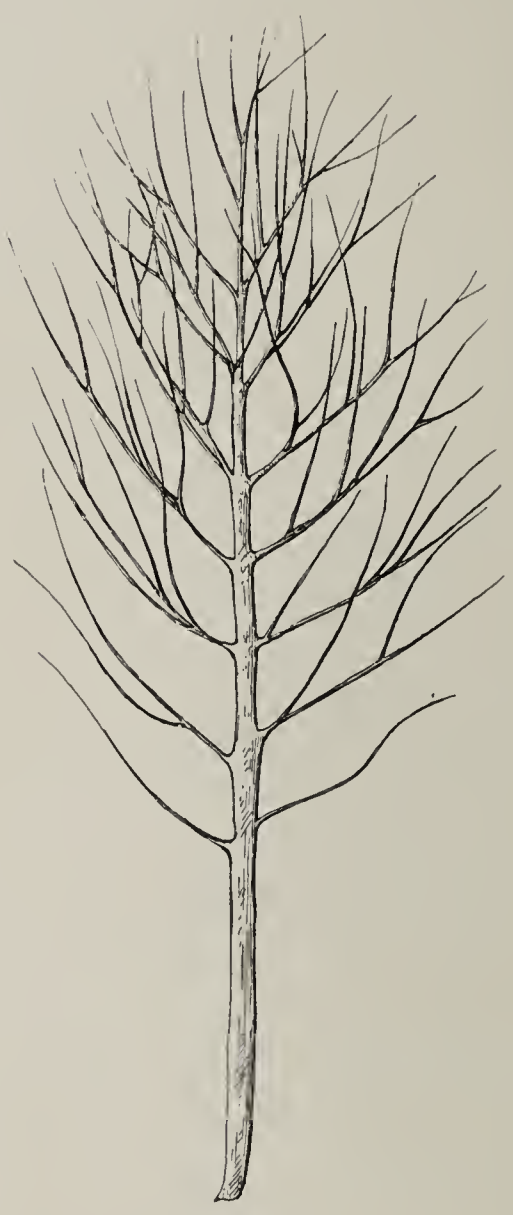


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 3. Mature leaf of Neobeckia of the terrestrial type.
Fig. 4. Mature leaf of Neobeckia of the aquatic type.
Fig. 5. Plantlet of Neobeckia from cutting floating freely in water.
Fig. 6. Rejuvenation of small cutting of Neobeckia.

as those of terrestrials in rejuvenescence (Fig. 6). The rejuvenescence of lateral buds attached to stems of some length was characterized by nepionic leaves which were still narrower, being oblong-linear, more or less remotely serrate, and passed quickly into the finely dissected type (Fig. 9).

In June 1912, a number of cuttings were made from the radish-like underground members, which are probably a combination of roots

and stem, which are formed in terrestrial cultures. These fusiform structures were cut into two parts by a single transverse section. The uppermost part bearing the active crown and other buds produced leaves of the broader type, but the smaller lower part, which was not so heavily stored with surplus food material and which had only axillary buds, in every case displayed nepionic leaves of the extremely narrow type.

The growth of cuttings consisting of a portion of stem in water, from plants cultivated in the soil was marked by curvatures probably

Fig. 7.

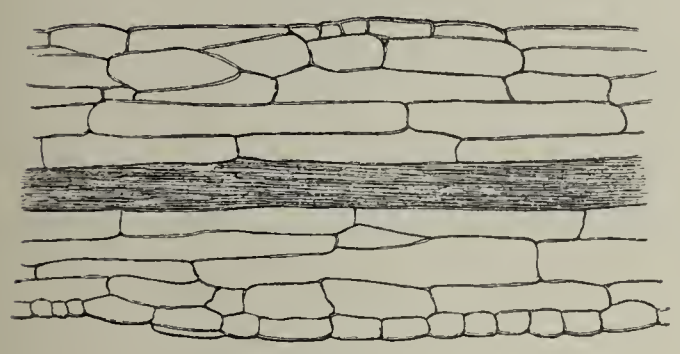


Fig. 9.

Fig. 7. Rejuvenating lateral bud of Neobeckia attached to stem with narrow nepionic leaves.
Fig. 8. Cutting from a stem of Neobeckia grown in water.
Fig. 9. Longitudinal section of segment of aquatic leaf of Neobeckia.

Fig. 8.

induced by illumination, and the terminal part formed a number of short internodes homologous with those of a submerged rosette, during the winter season in New York when the total illumination was low. With the advent of spring the formation of finely divided leaves began (Fig. 8), which might be considered as corresponding to those of the free stem of a plant rooted in the mud. The examination of these leaves showed the familiar structure of hydrophytes. The smaller sub-

divisions were irregularly oval in cross section, and had an epidermis of flattened elements against which the underlying parenchymatous tissue three or four layers in thickness was crowded. These thin-walled cells were irregularly cylindrical and arranged without intercellular spacing, with their longest axes parallel to that of the filament of which they formed a part (Fig. 9). Whatever the relation may be it was noted that whenever regenerating cuttings floating in the water were anchored, the influence of the anchorage was to cause the next leaves formed to take on some of the characters of terrestrials although these organs were some distance below the surface. Thus in 1913 cuttings which had progressed so far as to be forming aquatic leaves with thread-like segments, began to make strap-shaped divisions when the plantlets were fastened in the soil at the bottom of the dish.

Some of the experiences with this plant in various climates show the manner in which developmental proceedure might take place in dissimilar complexes of external conditions.

Six clumps of plants grown as terrestrials at the New York Botanical Garden since 1902 were received at the Desert Laboratory March 17, 1906, and were kept in pots until they were taken to the Montane plantation just being established in the Santa Catalina mountains at 8,000 ft. in May. The history of these plants shows that they underwent changes by which broadly laminar nepionic leaves would be produced from the buds to be followed by others of the finely dissected types. These alternations were not seasonally regular however. In some instances nepionic leaves were formed in midsummer with the advent of the rainy season to be followed by a series running to aerial dissected types.

Some material was taken to the Cinchona station of the New York Botanical Garden in the Blue mountains of Jamaica (7,345 ft.) by Dr. Forrest Shreve and the notes communicated by him read as follows:

„The four plants of Roripa americana taken to Cinchona were set out in the pots about October 23rd 1905 at different points in the beds or borders such as gave them different amounts of light or shade. The pots were merely sunk in the ground until the tops were flush with the level of the beds and the water received by them was only the natural precipitation. During November a number of leaves appeared which were entire and bluntly dentate, being rather spatulate in outline. These were quickly followed by leaves which were similar in the upper part to those just described but were lyrate at the basal portion. These were in turn followed by leaves which were rather finely cut,

being irregularly bi-pinnate with ultimate segments more than 1 mm wide. About the end of December grubs attacked two of the plants and they lost all of their foliage. The roots were saved and a new crop of leaves soon appeared which were very finely dissected with segments less than 1 mm wide. Within a month after the appearance of the fine leaves on these plants the same sort of leaves were appearing on the plants which were not attacked. The average length of the leaves was 6 to 7 cm. From February until May the plants did well but underwent no further changes of leaf form."

Still another series of cultures in the soil were carried out in the glass house attached to the Desert Laboratory at Tucson, Arizona. Three introductions have been made, and material has been drawn from them to various other places. Some individuals brought to Tucson in 1908 are still alive despite the extreme summer temperatures to which they are exposed (100° F to 120° F). Establishment in the soil at this place was invariably followed by the appearance of nepionic leaves merging gradually into aerial dissected forms. It was notable also that very slight disturbances would cause rejuvenescence and a return to the broadly laminar leaves, and those which were formed in the period immediately following the cooler weather of January and February were characterized by a spread and area of surface far surpassing anything seen in the natural habitat of the plant, and also all other experimental conditions.

A final introduction in September 1912 consisted of a number of stems of aquatics which had been packed in wet moss and shipped from the New York Botanical Garden by Dr. E. M. Kupfer. Those placed in small aquaria containing spring or well water showed a development of finely divided leaves from the terminal buds, while awakening lateral buds unfolded the usual series beginning with broadly laminar nepionic leaves. Other plants set in the soil formed nepionic leaves while plants already in position coincidently formed similar organs, which might be attributed to the falling temperatures of the autumnal season. It was notable that terrestrials at this place were extremely sensitive to any disturbance. Stirring the soil around the thickened roots would cause the crown buds to unfold nepionic leaves. These plants remained in the rosette stage and the apex of the stem did not rise above the level of the ground at Tucson.

About the 1st of December 1912 it was noted that the divisions of the leaves on terrestrials and aquatics were very similar both in pattern and in the fact that the ultimate divisions were flattened and strap-shaped.

The growth of the species as a terrestrial entailed among other departures from the experience of the plant the endurance of a great range of temperature during the year and also daily. It was notable that full maturity of the plant was not reached under such circumstances until conditions were provided in which this feature was of a character approximating that of the habitat of the plant. Individuals grown as terrestrials in the glass house of the Desert Laboratory were taken to the Coastal laboratory in October 1910. The climate was oceanic, the temperature falling below the freezing point but a few hours in each year, and the total exposure above 70° F is comparatively small. Under such conditïons elongated aerial stems with narrow senescent leaves were formed in 1911 and in 1912, while in 1913 one plant proceeded to the development of full inflorescence.

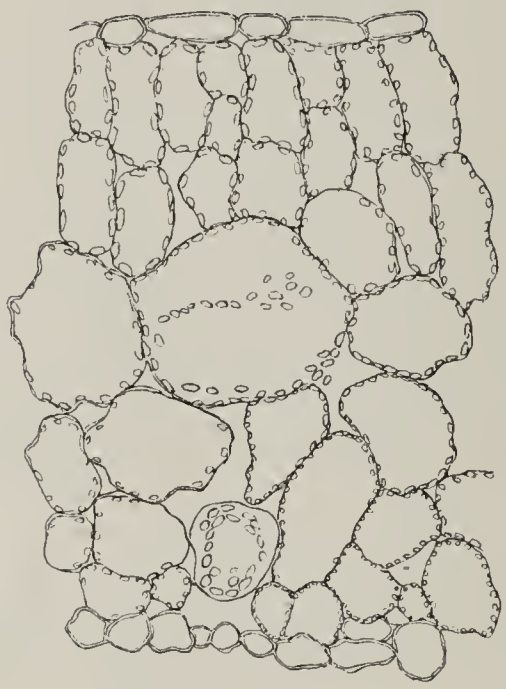


Fig. 10. Cross section through a terrestrial leaf segment of Neobeckia.

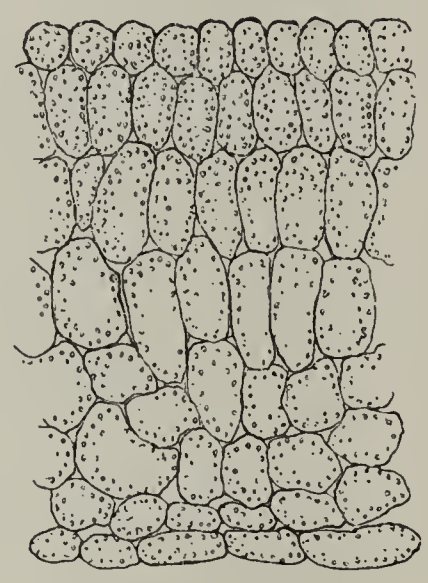


Fig. 11. Cross section through a part of a leaf from the terminal part of a stem of Neobeckia.

A comparison of the structures of aquatic and terrestrial plants was made from material grown in the New York Botanical Garden. The first lot of cuttings were placed in the soil in pots in 1902. These soon underwent rejuvenescence, sending out roots and beginning with the formation of the oblong-ovate nepionic leaves which were followed by the usual series of aerial dissected forms. The epidermal elements of such leaves were flattened but the parenchymatous elements were arranged with their greatest diameters perpendicular to the surface, and ample intercellular spaces communicated with the external air through the stomata (Fig. 10). The stomata were much more abundant per unit area on these organs than on the leaves or bracts near the in-

florescence. The conducting tract was strongly developed, but the supporting tissue was weak. One or two layers of palissaded cells were found underneath the upper surfaces and the remainder of the chlorophyllose tissue was disposed in the form of spongy parenchyma with large intercellular spaces. The epidermal cells over the midribs and its branches were noticeably larger and had heavier walls than elsewhere. These aerial dissected leaves by reason of the arrangement of the dissues described are much more efficient transpiratory organs than the terminal bract-like leaves of emersed stems as was evident seen by a comparison of the structure of the two (Fig. 11).

On May 19, 1904 the cultures made from the cuttings of 1902 were turned out of the pots for examination. The large number of lateral branches previously mentioned had acted as offsets, from which new plants had arisen, but still connected with the parent in such manner that dense clumps were formed. A comparative examination of these plants and others of the same age and derivation grown in the aquarium was made in the latter part of October.

Fig. 12. Thickened roots of Neobeckia grown as a terrestrial.

The normal aquatic specimens in July showed a single main root not more than 2 mm in diameter and 10 cm in length with a very thin secondary branches. The crown consisting of the top of the root and a stem fused with it had sent off one or two branches. The terrestrially grown individuals of the same age consisted of a clump of thickened roots produced by numerous offsets and branches from the crowns. These thickened roots were in clumps and were 10 to 15 cm

in length showing a diameter of as great as 1 cm at the junction with the crown. The tissues of the thickened organs were turgid and crisp resembling radishes in consistency and taste. The amount of the peculiar volatile oils present was noticeably greater than in normal plants being distinctly discernible by smell and giving a strong taste (Fig. 12).

The internal structure of the roots showed correlated divergences. The central cylinder becomes greatly enlarged by secondary thickening in the terrestrial organs and a corresponding increase takes place in the cortex. In addition to the greater number and size of the various elements concerned the terrestrial organs are crammed with starch which appears to be wholly lacking from aquatic organs, thus showing that the roots have been altered from a form suitable to fixation only to a structure adapted for receiving quantities of sugars and converting this substance into starches which are stored in all of the parenchymatous elements. The embryonic tissues remain active in the periphery of the central cylinder and the phelloderm was visible in both cases although its growth did not keep pace with the enlargement of the terrestrial roots in all instances some of these organs having undergone splitting.

The terrestrial cultivation of these plants was continued. The plants of the original lot set out in 1902, produced aerial stems in 1905 which had internodes 3 to 20 mm long, by September of that year. The leaves and stems underwent an autumnal death however. Cuttings put out in 1904, showed clusters of thickened roots in 1905 which were much smaller than those set out in 1902 and material was preserved for a comparative examination, which might detect any developmental changes with continued cultivation.

It was not possible to take up this point until the summer of 1912 when the structure of the two lots of material was compared. The chief advance or change to the older condition of the thickened roots consisted in the more pronounced development of sclerenchymatous thickenings of the cortical cells. The greatest number of elements modified in this manner lie immediately internal to the phellogen, but numbers of cells with such thickened walls are scattered throughout the cortex. The central cylinders of the older roots also showed an exaggerated development.

The observations the results of which are described in the preceding pages extended over many years and included a consideration of the behavior of the plants under widely dissimilar climatic and other conditions. It is believed that very nearly the possible range of behavior has been noted. After these cultural experiments were well under way

a series of special tests were made to determine under what experimental conditions rejuvenescence, as indicated by the formation of nepionic leaves might be induced. Cultures in tap water to calcium nitrate had been added in various proportions failed to show any results different from those of ordinary water. Recourse was then taken to water cultures with unusual proportions of potassium nitrate. Nany of these were made and as the results were fairly uniform the behavior of the plants may be best illustrated by citation of certain selected examples.

A glass aquarium in the greenhouse at the New York Botanical Garden was filled with 20 liters of water and to this was added 100 grams of potassium nitrate, on May 23, 1903. Small plants grown

Fig. 13. Cutting of Neobeckia which was producing finely divided aquatic leaves which after being placed in solution of potassium nitrate formed a series of leaves with broader laminae.

Fig. 14. Terrestrial stem of Neobeckia showing series of leaves in which a simplification first ensues then progression toward division of the laminae.

as aquatics but rooted in small pots of soil were set in the solution so as to be completely submerged. These plants were producing the finely divided leaves of the filamentous type at time of the change. The first leaves produced in submergence in every instance were less refined than those formed last, then others followed with coarser divisions until the ovate-serrate type recognizable as true nepionic forms were developed. These were the beginning of a series which finally returned to the finely divided filamentous type (Fig. 13; see also Fig. 14).

A more concentrated solution was next made by adding 2 kg of potassium nitrate to 20 liters of water in a glass aquarium. The osmotic

pressure which would be set up by this solution would be about 35 atmospheres. A number of plants grown as aquatics withe mature form of finely divided filamentous leaves, and others which had been cultivated as terrestrials and formed the mature type of finely dissected leaves were placed in the solution in 1904. The filamentous aquatic leaves were quickly killed, and the plants bearing them were checked and showed no marked activity of any kind during the few weeks the experiment was continued. The individuals taken from terrestrial conditions showed a marked difference in reaction. The finely divided leaves were not killed, but the terminal buds which produced them became inactive. At the same time lateral or axillary buds on the terrestrially grown stems underwent rejuvenescence, beginning with the formation of broadly laminar leaves, which merged in a series in which incision and division became more marked. The preparation was taken down before filamentous threads were produced.

The continuation of the observations upon material from the original introduction resulted in a long vegetative series. Some of this material had been carried to the Coastal Laboratory at Carmel, and was being cultivated as aquatics with the mature filamentous type of leaf-divisions in 1912. Three of the plants were placed in a glass dish containing 1000 ccm of water and 5 gram potassium nitrate on August 2. The following entries are taken directly from my notebock:

"Early in September it was seen that the series of leaves included forms which passed by gradual stages into organs with divided laminar segments with fewer incisions until finally organs were produced in which the indentations were entirely marginal and the small but relatively broad laminae were those of the nepionic type, which thus had come about by gradual stages rather than as an abrupt reaction."

It was thus demonstrated again that in Neobeckia as in Sium and Proserpinaca the addition of such compounds as potassium nitrate to a water culture in which aquatic individuals were growing "resulted in the production of primitive leaf-forms in a simplifying series rather than as abrupt appearange following rejuvenescence."

The interpretation of these reactions involves the whole question as to the nature of the physical changes underlying rejuvenation, and no pretence is made that the facts cited above solve the main problem. The general trend of the evidence afforded by the behavior of Neobeckia for ten years however may be best apprehended when the facts in question are considered in totality.

The full series of foliar organs of Neobeckia ranges from broadly oblong lanceolate or ovate leaves in the nepionic stages to narrowly ovate or lanceolate floral bracts in the senescent stage. The mature or adult leaf of the highest type in aquatics is cut into fine thread-like divisions, and the mature leaf of terrestrially grown plants is much divided with narrow strap-shaped segments (Fig. 4 and 5). The spread and size of the nepionic leaves varies with the conditions under which they are formed. The structure of the mature leaves varies between the limits of the two types indicated according to the environment.

Nepionic leaves show a more pronounced development of the lamina on free cuttings than on awakened lateral buds on entire stems, on the upper parts of thickened root-stocks rather than on the lower. Cuttings placed in water invariably produce nepionic forms immediately, but when the water is allowed to evaporate leaving the plantlets growing as terrestrials the type of leaf changes gradually from the aquatic to the terrestrial type without the intervention of nepionic forms. Abrupt change from aquatic to terrestrial conditions however is followed by the interposition of nepionic types indicative of rejuvenescence. Anchorage of floating aquatic plantlets while submerged was followed by modification of the aquatic leaves toward the terrestrial types without the interposition of nepionic forms. Anchorage and exposure of the stems to the air would occur together under natural conditions, but either may bring about the modifications ensuing when the two act together.

The development of nepionic leaves indicative of rejuvenation occurred in terrestrial cultures with the change from cool to warm seasons from warm to cool conditions, with rapid changes in the supply of moisture either way, and might also be induced simply by the increased aeration following stirring of the soil about the roots.

Aquatically grown plants remained alive when placed in strong (10 %) solutions of potassium nitrate, but the aquatic leaves were killed. Terrestrially grown plants retained the strap-like divisions of the leaves unharmed under the same conditions: the terminal buds remained inactive but the lateral buds were awakened unfolding the broadly laminar nepionic leaves of the customary type. In this connection it is pertinent to call attention to the fact that the aquatic leaves, and the main actively growing points would be most easily dehydrated and to an injurious extent by the solution. The terrestrial leaves and the lateral buds would endure the concentration and in case of the latter undergo the changes which constitute the basis of rejuvenation.

Aquatically grown plants with the characteristic thread-like segments continue to be active when placed in a solution one part in two hundred to one part in two thousand of potassium nitrate, with a range of osmotic pressure from two to about seventeen atmospheres. and form a series of leaves passing gradually toward and into the broadly laminar leaves of the nepionic type. Continuance in the solution was followed by a gradual return in the series to the finely segmented aquatic type. The reaction was as if the immersion in the solution produced a brief and temporary effect only. Leaves already partly formed in the bud were affected but little, others less developed might be altered to a greater extent. Later the unknown accommodations of the plant having taken place, the return or progression from the nepionic to the aquatic or mature type occurred in the usual manner.

It seems impossible to ascribe rejuvenation of buds and the formation of leaves to any hydration effect, or to any other simple change in colloidal condition which might be described as liquidity or lability. The disturbance resulting in rejuvenescence, like many other striking phases of reaction in plants may be initiated by a wide range of agencies, changes in temperature, changes in moisture, alterations in concentration of the medium, separation of a segment of the vegetation body, injury to neighboring buds, etc. The direct effect of all of these so-called stimuli would embrace far too wide results to be included in any distinctive colloidal or osmotic reaction. The only allowable supposition is that which refers the entire matter back to modifications of the supply of formative nutritive material. Rejuvenescence in nearly all of the cases described above was connected with an increased supply of nutritive material available for the awakening buds. In some instances the increase resulted from the removal of competition. In other cases as in plantlets arising from leaves used as cuttings the material accumulated instead of being translocated. Cuttings in solutions containing much potassium nitrate showed awakening of the lateral buds and death of the terminal buds, the osmotic pressure being injurious to the tender tissues of a bud accommodated to a medium of much lower concentration, while the densely granular cells of the latent buds were in a condition to absorb the solution, and make use of it.

Neobeckia is thus seen to exhibit a wide range of diversity in its ontogeny, as indicated by the form and structure of its mature leaves which may be either of the terrestrial or aquatic type or of an intergraded structure. Any of these stages may be induced by seasonal changes or by variations in components of the environic complex as

well as by a number of agencies to the action of which the plant is not ordinarily subject. Development may be induced in which the series of leaves formed on successive internodes will retrogress from the mature terrestrial or aquatic form to the nepionic or juvenile type.

Nearly all of the alterations noted in the series of foliar organs were of a kind which yielded structures suitable for functionation and existence under the conditions which induced their formation. To this there is the exception of flattened leaf-divisions which are sometimes formed on aquatic leaves. The retrogressive series in which successive leaves were caused to vary from a mature aquatic or terrestrial type toward the juvenile or nepionic form is an example of an entirely different reaction. Here the influence of the transplantation or some external agency induces rejuvenation or the condition of the plasma characteristic of the earlier stages of ontogeny. One may imagine a bud with leaf-primordia in all stages of development toward the mature divided type either of the aquatic or terrestrial form. The rejuvenated protoplasm now may be taken to be in a condition in which the differentiation necessary to the development of the adult form is made impossible and consequently simple growth without such further differentiation ensues with the result that each leaf comes to its full size with an arrested development the youngest of the series having all of the characters of the nepionic type. A fair parallel is offered by the behavior of etiolated organs in which growth without differentiation is very marked.

## Summary.

The experiments through wich this plant have been carried include cultures as terrestrials and aquatics in a temperate house of the New York Botanical Garden, cultures in the soil in the open in the same place, cultures in a tropical climate at Cinchona in Jamaica (7,345 ft.) in the soil in the open, in the montane plantation of the Desert Laboratory in the Santa Catalina mountains in Arizona at 8,000 ft., in the glass house of the Desert Laboratory 2,700 ft. in a sub-tropical climate with extreme temperatures, and in the garden of the Coastal Laboratory at Carmel, California, in a foggy cool, equable oceanic climate. Full development with the formation of flowers of this aquatic was secured at the last named place only. The plant however is seen to endure an extremely wide range of conditions, in which the diversity of its leaf structure may be a factor of importance.

The cultivation of Neobeckia as a terrestrial was accompanied by the development of thickened roots, in which an exaggerated formation of cortical and fibrovascular tissues ensued. Large amounts of starch accumulated in these members, the entire reaction being one which probably does not occur in nature.

Variations in the form of nepionic leaves have been seen to be coupled with the composition of the medium or substratum, the availability of a supply of food to buds and with competitions. No connection was established between the form of such organs and the stage of the material taken for rejuvenescence, although it is to be said that in most of the experiences such effects would have been masked by other effects. While it is true that most of the diverse structures exhibited by the leaves of Neobeckia show some degree of suitability to the conditions under which they are formed, yet this is by no means always the case as instanced by the occurrence of terrestrial types in submerged plants. This of course is still more noticeable in the various regenerative proceedings in which the form and structure of the leaves are determined by the presence or abundance of certain formative materials. The form and structure of roots, and foliar organs of Neobeckia are seen to be determined by environic conditions to a much greater extent than in Proserpinaca, Sium, or probably any other so-called "polymorphic" species, yet the reaction to such external agencies is not a direct or physical adjustment.

# Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien.

Von **Isaburo-Nagai.**

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

Bei der Entwicklung der Prothallien von Farnen lassen sich vier Abschnitte unterscheiden: 1. Die Keimung der Spore, 2. das Auswachsen derselben zu einem Prothallium, 3. die Entwicklung von Rhizoiden und Sexualzellen, Archegonien und Antheridien, und 4. die Verwandlung von Thalluszellen in Adventivsprosse.

Die folgende Abhandlung bringt über diese Erscheinungen einige physiologische Beobachtungen und Versuche, die während des Winter- und Sommersemesters 1912/13 im Botanischen Institut zu Heidelberg ausgeführt wurden. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Prof. Dr. Klebs, der mich mit der Ausführung obigen Themas betraute, möchte ich an dieser Stelle für sein stets freundliches Entgegenkommen und seine ständige Unterstützung meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Den Stoff teile ich in folgende drei Abschnitte ein:

1. Die Geschlechtsorganbildung.
2. Die Adventivsprosse.
3. Die Keimung und das Wachstum.

## I. Die Geschlechtsorganbildung.

### A. Historisch-kritisch.

Die Physiologie der Fortpflanzungsorgane bei einigen Algen und Pilzen, z. B. bei Vaucheria und Hydrodyction, Saprolegnia und Sporodinia ist durch eingehende Untersuchungen von Klebs (1890, 1892, 1898, 1899, 1900) aufgedeckt worden. Das Gleiche geschah für einige weitere Pilze durch die Arbeiten von verschiedenen anderen Forschern [1]). Sie lehren uns alle, daß wir die Fortpflanzungsvorgänge als ein Produkt der formativen Reize der Außenwelt betrachten können.

---

1) Siehe Klebs 1904, pag. 487. Livingston 1900, 1901. Freund 1907.

Unter dieser Lehre von den formativen Reizen versteht man, daß „ein Entwicklungsvorgang durch das Zusammenwirken mehrerer äußerer Bedingungen veranlaßt wird“ (Klebs 1904, pag. 452). Nach der Auffassung von Klebs „liegt demgemäß der entscheidende Grund für das Auftreten von Fortpflanzungsorganen an Stelle des vorhergehenden Wachstums in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsprozesse wichtigen, allgemeinen äußeren Bedingungen“ (pag. 487). Klebs analysiert solche formative, äußere Bedingungen der Entwicklungsvorgänge bei niederen Pflanzen folgendermaßen: 1. Verringerung des Salzgehaltes im Außenmedium, 2. Verringerung der Lichtintensität, 3. Verringerung des Sauerstoffgehaltes, 4. Verringerung der Temperatur, 5. Verringerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 6. Verringerung der Feuchtigkeit beim Übergang aus Wasser in Luft oder aus feuchter in trockenere Luft, 7. Verringerung der organischen Nährstoffe im Substrat bei gleichzeitiger Einwirkung der Luft, 8. Verringerung der organischen Nährstoffe im Substrat bei gleichzeitiger Einwirkung der Luft und des Lichtes, 9. Verringerung der anorganischen Nährsalze im Außenmedium bei gleichzeitiger Mitwirkung hellen Lichtes, 10. Steigerung des Nährsalzgehaltes im Außenmedium, 11. Steigerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 12. Steigerung der Feuchtigkeit beim Übergang aus Luft in Wasser oder aus relativ trockenerer in feuchtere Luft, 13. Steigerung des Sauerstoffgehaltes, 14. Steigerung der Temperatur (pag. 457—485).

Tatsächlich spielen diese Faktoren eine wichtige Rolle bei der Bestimmung des Geschlechtes der Prothallien, so daß wir die Monöcie oder Diöcie nicht als eine fixierte Eigenschaft der Spezies ansehen können. Perrin (1908) hat recht, wenn er sagt: „l'influence des conditions extérieures sur le développement et la sexualité des prothalles de Polypodiacées est manifeste et indiscutable; aussi ne doit-on pas considérer comme des formes fixées et nettement définies celles que l'on obtient par les cultures en serre; il serait donc imprudent de faire état de ces formes pour chercher à établir par les prothalles une classification rationelle des Polypodiacées.“

Bei einem Überblick über die Literatur findet man Ausbildung und Anzahl der Antheridien und Archegonien direkt abhängig von: 1. Qualität und Quantität der Mineralsalze in dem Substrat (Prantl, Woronin, Buchtien, Heim, Reed, Perrin), 2. Intensität der Beleuchtung und den verschiedenen Strahlen des Lichtes (Klebs, Heim, Perrin), 3. Temperatur (Perrin), 4. Feuchtigkeit (Heim, Perrin) und 5. Zeit der Aussaat (Perrin).

Prantl (1881) stellte in seinen wichtigen Untersuchungen an den Prothallien von Osmunda regalis, Polypodium vulgare und Aspidium Filix mas, die er bei N-Mangel in Nährlösungen kultivierte, ameristisches Wachstum und nur Antheridienbildung fest; dagegen in der vollständigen Nährlösung meristisches Wachstum und Antheridien- sowie Archegonienbildung. Er konnte solche ameristische Prothallien in meristische überführen, wenn er sie aus der N-freien in eine vollständige Nährlösung übertrug und vice versa. So konnte er willkürlich die Bildung der Geschlechtsorgane verändern, da das ameristische Prothallium männlich und das meristische monöcisch ist. Enthielten aber die Sporen reichlich Reservestoffe, z. B. die von Ceratopteris thalictroides, so bildeten sie in der N-freien Nährlösung anfangs ein meristisches Prothallium ähnlich wie bei vollständig normaler Ernährung, nach einigem Wachsen war aber das Meristem verschwunden und aus den meristischen waren ameristische Prothallien entstanden, die dicht mit Antheridien bedeckt waren, während diejenigen von Osmunda nur vereinzelte Antheridien trugen und einige Individuen von ihr sie sogar völlig entbehrten. So schloß er, daß das „Auftreten von Antheridien an den ameristischen Prothallien begreiflicherweise von der Anwesenheit geeigneten, stofflichen Materials abhängig ist."

Reed (1904) fand, daß die Prothallien von Gymnogramme, welche in Ca-freier Nährlösung kultiviert werden, keine Archegonien, doch zahlreiche Antheridien bilden, dagegen bei vollständiger Ernährung sowohl Antheridien als auch Archegonien. Die Prothallien wachsen in normaler Weise in Mg-freier Lösung und bilden beide Sexualorgane, so daß er das Magnesium als Reservestoff der Sporen für ausreichend hält.

Im allgemeinen sind ungünstige Wachstumsbedingungen günstig für die Antheridienbildung, aber nicht für die Archegonienbildung, die nur unter günstigen Bedingungen oder auf normal ausgebildeten Prothallien stattzufinden vermag. Bauke (1878b) beobachtete diese Erscheinung bei Platycerium, Lygodium und Gymnogramme und vermutet, daß „bei Farnen die Antheridien morphologisch ein Abortivstellvertreter der Archegonien darstellen". Woronew (1894) sah bei ungünstigen Kulturbedingungen, wie dichter Aussaat, Austrocknen usw. vorzeitige Bildung von Antheridien schon an solchen Vorkeimen, die nur aus drei bis vier Zellen bestanden. Bei Schizaeaceen (Bauke 1878a) ist das Wachstum und die „Entwicklung des Gewebepolsters nicht notwendig mit der Erzeugung von Archegonien verknüpft" und „unter Verhältnissen, wo jenes sich noch als vollständig entwicklungsfähig erweist, werden schon keine weiblichen Organe mehr gebildet".

Ferner hört unter „ungünstigen Verhältnissen die Produktion von Archegonien an dem Polstersproß auf, während der letztere sein Wachstum ungestört fortsetzt und die Unterseite an Stelle der weiblichen Organe sich mit Antheridien bedeckt“ (pag. 641). In dieser Weise ist die Eingeschlechtigkeit des Prothalliums von den äußeren Ernährungsbedingungen wesentlich abhängig und man sieht mit Perrin (1908), daß die männlichen Organe normal erscheinen, wenn in einer wenig konzentrierten Nährlösung das Wachstum langsam ist, während die Archegonien spät auftreten und oft vollständig fehlschlagen, selbst bei den sonst keine Neigung zur Eingeschlechtigkeit zeigenden Arten, wie Polystichum ereopteris, Blechnum spicant und Polypodium vulgare. Buchtien (1887) verpflanzte archegonientragende Prothallien von Equisetum pratense von fruchtbarem Lehmboden auf mageren Sand. Nach Verlauf einer Woche wurden die ersten Antheridien sichtbar und schließlich wurden von den verpflanzten Prothallien (etwa 200) nur noch Antheridien gebildet. Selbst an denen, die zur Zeit der Verpflanzung schon befruchtet waren, traten noch Antheridien auf. Hier wurden also weibliche Prothallien in männliche umgewandelt.

Die Wirkung der Lichtstrahlen von verschiedener Wellenlänge soll nach den Angaben einiger Autoren eine Rolle bei der Archegonienbildung spielen. Die Untersuchungen von Heim (1896) und von Perrin (1908) zeigen, daß die Archegonienbildung unmöglich ist, wenn die Prothallien unter den gelben Strahlen kultiviert werden, daß dagegen unter den blauen und violetten Strahlen ebenso wie im weißen Lichte sowohl Archegonien- als auch Antheridienbildung stattfindet. Die Prothallien von Doodya caudata, welche 7 Monate lang unter gelbem Licht kultiviert worden waren, hatten nach Heim die Herzbucht kaum ausgebildet und Antheridien waren in großer Anzahl vorhanden; nach weiteren 4 Monaten, während welcher Zeit sie dem Tageslicht ausgesetzt waren, hatten sich bereits unterhalb der Herzbucht junge Archegonien entwickelt. Dagegen zeigten die Kulturen unter blauem Licht von vornherein gutes Wachstum, die Herzform und ebenso die Keimpflanzen waren gut ausgebildet. Unter gedämpftem Licht hatte sich die Entwicklung wesentlich verlangsamt, die Prothallien wuchsen bedeutend in die Länge, weniger in die Breite und beiderlei Geschlechtsorgane waren vorhanden. In den Kulturen unter Chinin- (nur eine kleine Menge ultravioletter Strahlen kann hindurch passieren) und Aeskulinlösung (sämtliche ultravioletten Strahlen werden absorbiert) war das Wachstum gut, die Form normal und Archegonien und Antheridien waren vorhanden. Nach Perrin's Beobachtungen ruft die Einwirkung von blauen Strahlen

Kulturen von mittlerer Vegetation hervor, gelbe Strahlen erzeugen verkrüppelte Kulturen mit zahlreichen, eingeschlechtigen Prothallien, rote Strahlen erzeugen massige Kulturen mit starker Tendenz zur Eingeschlechtigkeit, violette Strahlen begünstigen sogleich die Entwicklung und das Ergrünen.

Sehr wichtig erwies sich der Einfluß der Intensität der Beleuchtung auf das Wachstum und die Bildung der Geschlechtsorgane. Perrin beobachtete, daß im vollen Sonnenlicht erwachsene Prothallien gewöhnlich eingeschlechtig und zwar männlich waren. Aber es ist schwer festzustellen, ob starke Beleuchtung ein besonders prohibitiver Faktor für die Archegonienbildung ist oder ob sie nur indirekt wirkt, insofern sie ungünstige Bedingungen für das Wachstum des Prothalliums an und für sich hervorruft in ähnlicher Weise, wie arme Ernährung Eingeschlechtigkeit im Gefolge hat.

Blakeslee (1900) bringt eine Darstellung von Klebs: "When the amount of light is increased to a certain extent, antheridia alone are produced from the sterile Prothalli, but that to obtain archegonia, they must be exposed to a still greater illumination" (pag. 172). Borodin (1868) beobachtete bei Prothallien von Allosorus die Bildung von Antheridien im Dunkeln, aber Woronew (1894) konnte bei der gleichen Pflanze die Borodin'schen Resultate nicht wieder erhalten. Derselbe Autor beobachtete, daß Trockenheit und Feuchtigkeit der Luft die Bildung der Antheridien auf der Oberseite hervorrufen. Klebs (1893) beobachtete bei Polypodium aureum, das er auf Torf aussäte, in hellem Lichte die herzförmigen Blättchen, auf welchen später die Geschlechtsorgane erschienen. Brachte er aber von diesen Kulturen in schwaches Licht, so entwickelte sich nach einiger Zeit eine große Menge von Adventivsprossen durch Auswachsen von Randzellen.

Die Prothallien von Todea, welche in Wasser im Dunkeln gewachsen waren, konnten nach Boodle (1908) auch Antheridien bilden. Weiter hat er eine interessante Erscheinung bei Todea Fraseri und T. hymenophylloides festgestellt. Die Sporen von diesen, welche im Innern von Sporangien gekeimt hatten, bildeten ganz kleine („dwarf") Prothallien. Der Gametophyt war bis auf zwei vegetative Zellen reduziert und schloß seine Entwicklung mit der Ausbildung einer dritten Zelle als Antheridium ab. Wenn die Sporen dagegen außerhalb des Sporangiums gekeimt hatten, wurden keine solche männlichen Zwergprothallien entwickelt, sondern normale Prothallien, jedoch während der Dauer des Experiments ohne jede Bildung von Geschlechtsorganen. Er bemühte sich die Ursache der Antheridienbildung bei solchen

abortiven Prothallien auf eine mechanische Hemmung des Wachstums des Prothalliums zurückzuführen. Am Schluß sagt er „The mechanical hindrance to the growth of the prothalli caused by the pressure of the wall of the sporangium probably causes concentration of certain organic food substances. This may lead to special nutrition of the protoplasm, and this again may cause the precocious formation of sexual organs. Scarcity of water in the sporangium may have a similar influence“ (pag. 241).

Nach Perrin (1909) liegt das Optimum der Temperatur für Wachstum bei ungefähr 25° C. Höhere Temperatur begünstigt die schnelle Entwicklung des vegetativen Apparates und vermehrt die Zahl der Eingeschlechtigkeiten.

Der vorliegende Überblick zeigt, daß die Bedingungen für Sexualorganbildung, besonders für Antheridien, sehr mannigfaltig sind.

## B. Eigene Untersuchungen.

### Die Wirkung der Ernährung.

Die Sporen von Ceratopteris thalictroides keimen, wenn sie in schwacher Knop'scher Lösung bei sehr hoher Temperatur (27—30° C) und unter schwacher Beleuchtung ausgesät werden, sehr schnell und bilden zahlreiche Antheridien schon innerhalb der ersten 2 oder 3 Wochen. Die Antheridieninitialzellen erscheinen bereits 10 Tage nach der Aussaat der Sporen unter den Randzellen des Prothalliums. Später wird die Antheridienbildung langsamer, während der vegetative Teil sich sichtbar vermehrt. Auf einem Teile dieser meristischen Prothallien beginnt schließlich bei einer bestimmten Größe die Archegonienbildung neben den Antheridien, während sie auf den anderen unterbleibt. Man sieht also eine Neigung zur Diöcie, aber man kann nicht gerade sagen, daß diese Spezies außerordentlich stark zur Diöcie neigt (Engler u. Prantl, 1902, pag. 340), da ja auch die weiblichen Prothallien unter den Randzellen viele Antheridien tragen. Die Zahl der auch Archegonien tragenden Prothallien und damit die Zahl der Archegonien selbst im Verhältnis zu den rein männlichen Prothallien und den Antheridien ist sehr viel geringer. Die Bildung von Spermatozoiden bei Ceratopteris ist sehr reichlich; ihr zahlreiches Schwärmen wurde sehr oft beobachtet.

Die größte Anzahl der Antheridien wurde in den Kulturen auf Moorboden gefunden, wo das Wachstum etwas langsamer, aber dafür die Zahl der Antheridien und der Archegonien, namentlich die der letzteren, viel größer war als in den Kulturen mit Nährlösungen. Im

Anfang der früheren Stadien des Wachstums auf Moorboden trugen die Prothallien zwar weniger Archegonien als in den Kulturen mit Nährlösungen, aber später ging dafür die Bildung der Archegonien viel lebhafter vor sich.

Die Bildung von Antheridien und Archegonien ist direkt von der Konzentration der Knop'schen Nährlösung abhängig. Die größte Zahl von Antheridien unter den Kulturen verschiedener Konzentration zwischen 0,5 bis 0,001 % fällt in die Konzentration 0,5 % und die nächste ist 0,1 %. In schwächeren Nährlösungen erfolgt die Keimung schneller als in stärkeren, aber die Bildung der Antheridien und Archegonien wird gehemmt. Bei der Konzentration von 0,01 % Knop'scher Lösung bei schwacher Beleuchtung unter hoher Temperatur (30° C) werden keine Archegonien gebildet; ihre Ausbildung ist dagegen bei einer Verstärkung der Lichtintensität möglich. Die folgende Tabelle I zeigt die Zahl der Antheridien und Archegonien auf den Prothallien von Ceratopteris thalictroides, die unter schwachem Licht bei hoher Temperatur kultiviert worden waren (die angegebene Zahl der Prothallien aus einer größeren Menge wahllos herausgegriffen). Die Sporen wurden in 0,01 %iger Knop'scher Lösung ausgesät und nach 9 Tagen die jungen Prothallien in verschiedene Konzentrationen übergeführt; die Zählung wurde 47 Tage nach der Aussaat der Sporen vorgenommen.

**Tabelle I.**

Wirkung der Konzentration (Ceratopteris).

| Nr. | Konzentration | Zahl der Prothallien | Antheridien: Summe an allen Prothallien | Antheridien: Durchschnitt pro Prothallium | Archegonien | Keimpflanzen |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Knop 0,01 % | 21 | 32 | 1,5 | — | — |
| 2 | „ 0,1 % | 26 | 246 | 9,45 | 4 | 1 |
| 3 | „ 0,5 % | 35 | 593 | 16,9 | 4 | 11 |
| 4 | „ 0,1 % | 31 | 633 | 20,4 | 4 | 6 |

Der Unterschied in der Antheridienbildung bei hoher und schwacher Konzentration der Nährlösungen ist ganz deutlich. Wie man aus der Tabelle ersieht, beträgt die durchschnittliche Zahl der Antheridien bei 0,5 % 11 mal soviel als bei 0,01 %. Die Kultur 2 und 4 hat dieselbe Konzentration, aber 2 ist aus der schwachen Konzentration von 1 am 9. Tage nach der Aussaat in die stärkere Konzentration 2 übertragen worden; dagegen wurden die Sporen in der Kultur 4 von vornherein

in 0,1 %ige Nährlösung gebracht; ihre Aussaat erfolgte allerdings erst am Tage der Übertragung der Prothallien von 1 in 2, also 8 Tage später als die Kultur 2 ausgesät wurde. Die Zahl der Antheridien ist in dieser Kultur 4 sogar größer als in 0,5 %iger Lösung. Das zeigt, daß eben die verschiedene Konzentration der Nährlösung während der ersten 8 Tage des Wachstums des Prothalliums einen großen Einfluß auf die Bildung der Sexualorgane hat.

## Die Wirkung des Lichtes.

Die starke Beleuchtung ist einer von den Faktoren, welche die Bildung zahlreicher Antheridien bewirken. Die sehr jungen Prothallien, welche in Knop'scher Nährlösung von 0,01 % bei schwachem Licht gekeimt hatten, wurden 10 Tage nach der Aussaat in verschiedene Konzentration übergeführt und hellem Licht ausgesetzt. Die Prothallien wuchsen in dem stärkeren Licht schnell, aber 1 Monat später war das Wachstum infolge der übermäßigen Lichtintensität unterbrochen und sie starben ab. Dagegen lebten die in dem schwächeren Lichte normal. Die Tabelle II stellt die Unterschiede in der Zahl der Antheridien bei starker und schwacher Beleuchtung dar. Beide Versuchsreihen waren während der Dauer von 28 Tagen immer der gleichen Temperatur (durchschnittlich 31,3° C) ausgesetzt.

**Tabelle II.**

Wirkung der Lichtintensität (Ceratopteris).

| Knop in % | Zahl der Prothallien | Schwache Beleuchtung: Zahl der Antheridien | Schwache Beleuchtung: Antheridien pro Prothallium | Starke Beleuchtung: Zahl der Antheridien | Starke Beleuchtung: Antheridien pro Prothallium |
|---|---|---|---|---|---|
| 0,01 | 20 | 20 | 1,0 | 234 | 11,7 |
| 0,1 | 20 | 133 | 6,0 | 406 | 21,0 |
| 0,5 | 20 | 262 | 13,2 | 588 | 29,4 |
| ohne Phosphor 0,1 | 20 | 194 | 9,1 | 283 [1]) | 12,3 |

Die Wirkung des Lichtes ist ganz klar. Bei schwächerer Konzentration der Nährlösung ist seine Wirkung verhältnismäßig stärker, d. h. die Bildung der Antheridien ist reichlicher. So verhält sich bei einer Konzentration von 0,01 % die durchschnittliche Antheridienzahl

1) Zahl der Prothallien 23.

pro Prothallium im Hellen gegenüber der Kultur im Dunkeln wie 1:11,7. Bei Zunahme der Konzentration des Nährmediums sinkt aber rasch dieses Verhältnis, so bei 0,1 % auf 1:3,5; bei 0,5 % auf 1:2,3.

Starkes Licht spielt eine wichtige Rolle bei der Antheridienbildung von normal wachsenden Prothallien. Schädlich ist es bei der Keimung der Sporen und dem Wachstum der noch sehr jungen Keimlinge. Der Prozentsatz der überhaupt zur Keimung gelangenden Sporen ist sehr gering und die Prothallien können sich nicht in normaler Weise entwickeln, denn die Zellen sind sehr klein und chlorophyllarm. Die Prothallien an und für sich sind sehr verzweigt und nie findet normales Wachstum statt. Auch wird die Antheridienbildung fast gänzlich unterdrückt. Nur einige tragen sehr wenige Antheridien, während die Mehrzahl überhaupt steril bleibt. Man kann einen interessanten Vergleich zwischen den kleinen, soeben beschriebenen Prothallien und denjenigen ziehen, die bei N-Mangel und schwachem Licht kultiviert wurden. Beide hatten sehr kleinen Thallus, aber die bei N-Mangel gezogenen Prothallien trugen viele Antheridien und sehr lange Rhizoiden, dagegen keine Archegonien, waren also stets männlich-eingeschlechtig. Die abortiven Prothallien dagegen blieben im hellen Lichte in vollständiger Nährlösung meistens steril und trugen nur kurze Rhizoiden.

Fig. 1. Eine Spitze des Prothalliums von Ceratopteris thalictroides im Dunkeln gekeimt in Pepton 0,05%; 58 Tage alt. Nach Behandlung mit Chloraljod. *K* Kern. Vergr. 445.

Bei Ceratopteris ist demnach das Licht für die Keimung der Sporen nicht erforderlich, absolut notwendig dagegen für die Bildung der Archegonien und Antheridien.

Unabhängig von dem Licht erfolgt auch die Stärkebildung. Die Sporen wurden in 0,05 %ige Lösungen von Knop und Asparagin und Pepton im Dunkeln bei 22—25° C ausgesät. Nach 27 Tagen hatte in allen Kulturen die Keimung der Sporen stattgefunden und die Prothallien hatten fünf bis sechs Zellen entwickelt. Die Zellen waren sehr verlängert, aber an der Spitze nur sehr kurz und enthielten reichlich Plasma und Chlorophyll. Nach 43 Tagen erreichten die Prothallien im Dunkeln 20—30 Zellen, aber es hatte sich keine Thallusfläche entwickelt. Das Wachstum erfolgte nur apikal, so daß die Prothallien sehr lang und

fadenförmig wurden. Solche fadenförmigen Prothallien (Fig. 1) bestehen aus zwei oder drei Reihen von chlorophyllarmen Zellen, welche durch antiklinale Teilung gebildet werden. Die jungen Zellen, besonders die ersten drei bis vier Apikalzellen, enthalten Chlorophyll in großer Menge und werden bei Behandlung mit Chloraljod ganz schwarz gefärbt. Die Stärkebildung im Dunkeln bei Ceratopteris wurde schon von Schulz und Kny festgestellt und Laage hat auch ihre Bildung bei Osmunda bei Kultur in Wasser und in verschiedenen Nährlösungen nachgewiesen.

Die fadenförmigen Prothallien bleiben ganz steril. Werden aber normal entwickelte Prothallien von Ceratopteris, welche Antheridienmutterzellen tragen, aus dem Hellen ins Dunkle gebracht, so entwickeln sich die Spermatozoiden aus diesen Antheridien in normaler Weise. Die frei schwimmenden Spermatozoiden wurden in diesen Kulturen wiederholt beobachtet.

An denselben Prothallien kann auch im Dunkeln ein besonders schraubiges oder gekrümmtes Wachstum stattfinden, wodurch die Prothallien drei- oder vierfach gekrümmt werden. Im Lichte konnte ich nie etwas Ähnliches beobachten.

Die sehr jungen, fadenförmigen Prothallien von Polypodium aureum und von Adiantum macrophyllum, welche auf dem Agar (2 % mit Sachs'scher Nährlösung von 0,05 %) gekeimt hatten, bildeten ebensowenig wie Ceratopteris im Dunkeln Antheridien. Ebenfalls im Dunkeln, aber in Knop'scher Nährlösung, unterblieb ihre Bildung an den eben erst gekeimten Prothallien von Allosorus.

Die Wirkung von farbigem Licht wurde bei Prothallien von Balantium antarcticum und Aspidium Filix mas untersucht. Diese Prothallien vermögen im rotgelben (Kaliumbichromat) und blauen Licht (Kupferoxydammoniak) Antheridien und Archegonien zu bilden. Die jungen Prothallien, die in weißem Lichte auf dem Boden kultiviert worden waren und hier nur wenige Antheridien und gar keine Archegonien gebildet hatten, wurden in gelbes und blaues Licht gebracht. Nach 41 Tagen hatten sie die normale Herzform erreicht und zahlreiche Archegonien und Antheridien gebildet. Bei einem Exemplar eines Balantiumprothalliums konnten nicht weniger als 40 Archegonien gezählt werden.

Aus diesem Resultate sieht man, daß die rotgelben und blauen Strahlen keine spezifische Wirkung auf die Archegonienbildung ausüben und es ist sehr wahrscheinlich, daß die erzielten Resultate von Heim und Perrin (vgl. pag. 284) auf die Verschiedenheit in der Lichtintensität und nicht auf die verschiedenen Wellenlängen des Lichtes zurückzuführen sind (vgl. Klebs 1905, pag. 222).

## Die Wirkung der Nährstoffe.

Die Fähigkeit der Antheridienbildung bei Ceratopteris kann nur auf dem Vorhandensein von Reservestoffen in den Sporen beruhen, da ein Zusatz von Mineralsalzen unnötig ist. Denn die Sporen keimen

Fig. 2. Ceratopteris thalictroides. *A* eine zerdrückte, ruhende Spore mit einem großen Tropfen Öl nebst zahlreichen Körperchen. Vergr. 235. *B* Protein- (?) Körperchen nach Weglösen des Öls durch Behandlung mit Äther. Vergr. 445.

und bilden viele Antheridien in destilliertem Wasser. Werden reife Sporen unter dem Deckglase zerdrückt, so tritt ein großer Tropfen Öl heraus, der eine Menge kleiner Tröpfchen und Körperchen, die wahrscheinlich Proteinkörnchen sind, umschließt (Fig. 2). Der große Öltropfen färbt sich bei Behandlung mit Osmiumsäure schwarz, mit Alkanintinktur rot und löst sich rasch in Äther und Chloroform. Die Körperchen dagegen bleiben und werden durch Dahlia violettblau, durch Jod braun gefärbt und durch Kalilauge gelöst.

Ein Prothallium, das schon fünf Zellen ausgebildet hat, enthält noch einen Tropfen Öl zwischen dem Keimling und der Innenseite der Sporenschale. Es scheint, daß die „Protein"körperchen bald nach der Keimung aufgebraucht werden, weil sie sich nach der Keimung in dem bleibenden Öltropfen nicht mehr nachweisen ließen.

Die Prothallien von Ceratopteris entwickeln bei N- oder P- oder Ca-Mangel sowohl in Nährlösung als auch in Quarzsandkulturen Antheridien in normaler Weise aus (Fig. 3). Die Archegonien werden dagegen bei P- und Ca-, aber nicht bei N-Mangel gebildet. Im Gegensatz zu meinem Resultat bei Ceratopteris konnte Reed (1907) bei Gymnogramme in Nährlösung mit Ca-Mangel keine Archegonien-, doch reichliche Antheridienbildung feststellen.

Fig. 3. Ceratopteris thalictroides, in N-freier Sandkultur gekeimt. 37 Tage alt. *a* Antheridien. Vergr. 74.

In den bei N-Hunger gewachsenen Prothallienzellen wurde eine abnorme Menge Stärke gebildet. Die Chlorophyllköner waren ganz mit Stärke vollgefüllt, deswegen sie ganz farblos erschienen. In den Zellen mit P-Hunger ist die Stärkebildung nicht so üppig. Die Prothallien bleiben immer hellgrün und die Chlorophyllkörner enthalten nur zwei oder drei kleine Stärkekörnchen. Die Zellen bei Ca-Hunger bilden auch Stärke, aber nur in sehr geringer Menge. Demgegenüber vermögen nach Reed die Zellen von Gymnogramme bei Ca-Hunger gar keine Stärke zu bilden. Das ist jedoch nach meinen Erfahrungen bei Ceratopteris nicht der Fall. In der folgenden Tabelle III ist zum Vergleich die Zahl der Archegonien eingetragen. Die Prothallien wurden bei hoher Temperatur (durchschnittlich 31,3° C) kultiviert. Die Zählung wurde 37 Tage nach der Aussaat der Sporen ausgeführt. Die Sporen wurden von Anfang an unter gleichen Bedingungen gehalten mit Ausnahme von Nr. 4, bei der sie aus Flüssigkeit nach 12 Tagen auf den Sand ausgesetzt wurden, wo sie die folgenden 25 Tage verblieben.

**Tabelle III.**

Wirkung unvollständiger Nährlösungen (Ceratopteris).

| Nr. | 0,1 % Knop's Nährlösung. Mangel von | Nährsubstrat | Antheridien: Durchschnitt | Antheridien: Gesamtzahl | Archegonien | Zahl der Prothallien | Stärkegehalt |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Stickstoff [1]) | Sandkultur | 1,66 | 75 | — | 45 | sehr viel |
| 2 | „ [1]) | Flüssigkeit | 1,72 | 90 | — | 58 | „ „ |
| 3 | Phosphor [2]) | Sandkultur | 10,5 | 455 | 13 | 43 | wenig |
| 4 | „ [2]) | „ | 2,2 | 138 | — | 32 | „ |
| 5 | Calcium [2]) | „ | 8,6 | 423 | 13 | 49 | sehr wenig |
| 6 | „ [2]) | Flüssigkeit | 12,6 | 307 | — | 24 | „ „ |
| 7 | Kontrolle (normal) | Moorboden | 14,3 | 545 | 61 | 38 | viel |
| 8 | „ | Knop 0,1 | 20,4 | 633 | 4 + 6 Keimpflanzen | 31 | wenig |

Die Prothallien von Balantium bilden bei N- und P-Mangel weder in Lösungen noch in Sandkulturen Archegonien, wohl aber Antheridien, allerdings auch nur auf wenigen Prothallien. Die Mehrzahl bleibt vollkommen steril. Dieses abweichende Verhalten Ceratopteris gegenüber in bezug auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane dürfte wohl

1) $MgSO_4$ 0,5 % + $CaSO_4$ 0,7 % + $K_2HPO_4$ 0,5 % + NaCl 0,2 % + $K_2SO_4$ 0,5 %.
2) 3—6 Knop modifiziert (ohne P und Ca).

auf die verschiedene Größe der Sporen zurückzuführen sein. Denn bei Balantium sind sie sehr klein, bei Ceratopteris gestattet aber ihre Größe die Anhäufung einer großen Menge von Reservestoffen. — Das Wachstum ist in diesem Hungerzustande nur ameristisch und Stärke wird in großer Menge erzeugt. Normales Wachstum und Entwicklung der Sexualorgane findet nur in vollständiger Nährlösung statt.

Die ameristischen, kleinen Prothallien von Balantium, welche in Nährlösungen (0,1 %) bei N-Mangel seit Anfang März bei Zimmertemperatur im hellen Lichte kultiviert worden waren, wurden am Ende desselben Monats in Lösungen ohne P-, in solche ohne Ca- und in vollständige Knop'sche Nährlösung (0,1 %) übergeführt. Bis Anfang Juli hatte keine von diesen Kulturen Archegonien gebildet. Sie blieben männlich, eingeschlechtig. Das Wachstum war aber in den neuen Lösungen besser als zuvor bei N-Mangel. Die Prothallien in den N-Hungerkulturen waren ganz hellgelb, während dieselben in Ca- und P-Hungerkulturen hellgrün wurden und ihre Größe gegenüber N-Mangel zugenommen hatte. Die in Knop'sche Lösung übergeführten Prothallien wuchsen natürlich sehr gut. Das ameristische Wachstum war in meristisches übergegangen und sie trugen viel mehr Antheridien als die anderen. Ein bedeutender Unterschied in der Zahl der Antheridien zwischen den P- und Ca-freien Kulturen war dagegen nicht bemerkbar. Aus diesem Resultat kann man ersehen, daß die Kultur in Nährlösung bei Balantium keine günstige Bedingung für die Archegonienbildung ist, wie wir schon bei Ceratopteris gesehen haben (vgl. Tabelle III). Dagegen bilden die Prothallien von Balantium auf Moorboden zahlreiche Archegonien und Antheridien sowohl in normalem, weißem, als auch in gelbem und blauem Lichte. Die Sandkultur mit Knop-Lösung vermag in gleicher Weise Archegonien zu bilden, so daß wahrscheinlich der Mangel der Transpiration bei Nährlösungskulturen hemmend auf die Bildung der Archegonien einwirkt. Ein ähnlicher Unterschied ist auch in Sand- und Lösungskulturen von Aspidium Filix mas, Alsophila australis und Asplenium Nidus zu erkennen. Immer ist das Wachstum besser in einer Sandkultur als in einer Flüssigkeit.

Die jungen Prothallien von Asplenium Nidus und Alsophila australis entwickeln sich in Nährlösung (0,5 %) bei N-Mangel im hellen Licht nicht normal. Das Wachstum hört nach Bildung von 15—20 Zellen gänzlich auf. Die Zellen sind sehr klein und stärkereich. Bei A. Nidus bilden sich sehr wenige Antheridien und auch nur auf sehr wenigen Prothallien, die Mehrzahl bleibt ganz steril. Da bei der Aussaat der Sporen möglicherweise etwas organische Substanz der

N-freien Lösung Spuren von N zugeführt haben konnte, wurde bei einigen Kulturen kurz nach der Keimung die Lösung durch neue, N-freie Lösung ersetzt. Es bildeten sich nun keine Antheridien mehr. Daraus scheint hervorzugehen, daß mit der Zunahme des N-Mangels in den Nährlösungen die Fähigkeit der Antheridienbildung abnimmt. Wurden aber diese abortiven, sterilen Prothallien in vollständige Nährlösung gebracht, so bildeten sie Antheridien und apogame Keimpflanzen.

## Apogamie.

Apogamie wurde bei einigen Kulturen von Asplenium Nidus beobachtet (Fig. 4 u. 5). Auf den jungen Prothallien, welche auf Agar-Agar-Boden mit Nährlösung ausgekeimt hatten, waren nach 4 Monaten apogame Höcker hervorgesproßt. Während dieser Monate hatten die Kulturen etwas

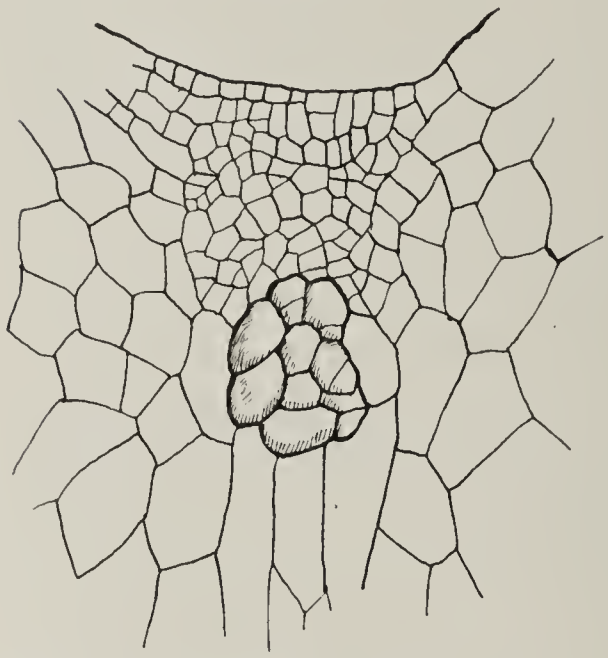


Fig. 4. Asplenium Nidus. Frühstadium des apogamen Wachstums. Vergr. 46.

Fig. 5. Asplenium Nidus Späteres Stadium. Vergr. 46.

trocken gestanden im hellen Lichte und bei Zimmertemperatur. An Prothallien, die auf dem Boden kultiviert waren, hatte ich niemals apogame Höcker gefunden. Woronin (1907) hat teleologisch vermutet, daß die Apogamie bei Pellaea und Nothochlaena durch die Trockenheit hervorgerufen werde, da diese Arten Bewohner von tropischen Kalkfelsen seien, wo die Temperatur ziemlich hoch und die Befruchtung durch Spermatozoiden infolge der Trockenheit unmöglich sei. Wahrscheinlich spielt die Trockenheit eine Rolle bei dem apogamen Wachstum. Aber ich habe beobachtet, daß Prothallien, die auf ziemlich feuchten Agar-Agar-Boden und auch auf mit Nährlösung gesättigtem Filtrierpapier kultiviert worden waren, ebenso die apogamen Höcker zeigten. Andererseits fehlten sie auf dem ziemlich trockenen Agar-

Agar-Boden in sehr starker Beleuchtung und bei hoher Temperatur, so daß die Trockenheit zum mindesten nicht als einziger, für die Erscheinung der Apogamie ausschlaggebender Faktor gelten kann.

Die Höckerbildung geht in ähnlicher Weise wie bei Pteris cretica vor sich. Erst teilen sich einige Zellen in der Nähe der Einbuchtung des Prothalliums nach allen Richtungen und es tritt bald nach außen ein zylindrischer Zellkörper hervor. Dieser austretende Zylinder besteht aus langgestreckten Zellen und von seiner Oberfläche wachsen viele, mehrzellige Haare aus. Schließlich entwickelt sich dieser Höcker weiter zu einem Keimblättchen. Die Wurzel entsteht erst später als das Blatt.

Neben der Apogamie bilden die sexuellen Verhältnisse dieser Prothallien eine sehr interessante Erscheinung. De Bary (1878) hat schon festgestellt, daß bei den apogamen Prothallien von Pteris cretica immer Geschlechtslosigkeit herrscht; so sah er niemals „sexual und apogam entstandene Pflanzen an ein und demselben Prothallium". An den apogamen Prothallien von Doodya caudata dagegen kommen nach Heim beiderlei Geschlechtsorgane — normale und anormale — nebeneinander vor; die Entstehung der Pflänzchen vollzieht sich teils auf sexuellem Wege, teils durch Sprossung. Auch bei den Prothallien von Aspidium spinulosum werden zahlreiche Sexualorgane angelegt und meist normal ausgebildet. Bei Scolopendrium vulgare var. ramulosissimum entstehen auf dem apogamen, zylindrischen Fortsatz des Prothalliums zuerst zahlreiche, normale Archegonien, während man Antheridien nur auf ameristischen Lappen desselben oder auch des Prothalliums selbst vorfindet (nach Engler, 1902).

Starke Eingeschlechtigkeit konnte ich bei apogamen Prothallien von Asplenium Nidus feststellen. Die Prothallien, welche ursprünglich in N-freier und P-freier Nährlösung gewachsen waren, wurden auf Flußsand [1]), der mit P-freier Nährlösung gesättigt war, übergeführt und in hellem Lichte bei etwas höherer Temperatur (25° C) sich selbst überlassen. Nach 2 Monaten hatten sich daraus wieder apogame oder ameristische männliche Prothallien entwickelt. Die Prothallien waren tiefgrün und ich konnte keine Abnormität in bezug auf das Wachstum beobachten, aber die apogamen Prothallien waren meristisch ohne alle Geschlechtsorgane, die ameristischen dagegen trugen zahlreiche Antheridien und keinen apogamen Fortsatz. Eine Kultur mit nährlösunghaltigem

1) Gekocht mit konzentrierter Salzsäure und gewaschen erst mit gewöhnlichem, dann mit destilliertem Wasser.

Filterpapier, auf welchem die Prothallien kultiviert wurden, zeigte genau das gleiche Resultat: Apogame, weder Antheridien noch Archegonien tragende Prothallien einerseits, ameristische, männliche andererseits. Ebenso verhielt sich Pteris cretica. Deswegen können sich die Prothallien bei Asplenium Nidus, die unter normalen Bedingungen, d. h. auf Boden kultiviert werden, durch Befruchtung — Archegonien und Antheridien —, bei Kultur unter ungünstigen Bedingungen oder bei unbekanntem, inneren, physiologischen Zustand der Zellen durch Apogamie vermehren. Im letzten Falle ist die Archegonienbildung ganz durch die Apogamie ersetzt.

## Das Wachstum und die Sexualität.

Wenn die Prothallien unter schwachem Licht bei sehr hoher Temperatur und sehr guter Ernährung kultiviert werden, weicht das Wachstum ebenfalls von dem unter normalen Bedingungen ab. Z. B. können die Prothallien von Pteris cretica, Asplenium Nidus und Balantium antarcticum, welche auf 2 % Agar-Agar mit Sachs'scher Nährlösung (0,5 %) ausgesät und bei schwachem Licht und Temperatur von 27 bis 30° C gewachsen sind, nicht mehr die normal herzförmige oder schuppenförmige Gestalt ausbilden, sondern es entstehen zahlreiche, fadenförmige Auswüchse durch Adventivsprossung der Randzellen nach allen Richtungen. Manchmal bilden diese fadenförmigen Auswüchse an ihrem Ende eine fünf- bis sechszellige Zellfläche aus, von der wiederum andere fadenförmige Fortsätze auswachsen, so daß das Prothallium eine ganz unregelmäßige, fadenförmige, komplizierte Gestalt annimmt. Diese Prothallien bilden keine Archegonien und nur sehr wenig Antheridien aus. Zu Beginn ihres üppigen Wachstums entstehen bei Pteris cretica (Fig. 6) die Antheridien auf den fadenförmigen Auswüchsen in bedeutender Menge, aber später werden diese Prothallien rein vegetativ und entbehren bis auf einen beobachteten Fall der Bildung von apogamen Fortsätzen, die sonst bei dieser Art eine gewöhnliche Erscheinung sind.

Es lehrt uns dieser Fall, daß die Bildung von Geschlechtsorganen bei Prothallien von der Intensität des Wachstums abhängig ist. Ist das Wachstum sehr üppig, findet keine Anlage von Sexualzellen statt, so lange die Prothallien meristisch sind.

Eine interessante Tatsache ergibt sich aus einem Vergleich des Ortes der Differenzierung der Sexualzellen aus den Thalluszellen mit den dort vorhandenen, inneren Bedingungen derselben. Die Archegonien werden bekanntlich immer an einem besonderen Teil des Prothalliums, nämlich in der Bucht des normal herzförmigen Prothalliums

ausgebildet, aber nicht von dem dort befindlichen Meristem selbst, sondern auf der Unterseite einige Zellreihen direkt dahinter. Dagegen bilden sich die Antheridien überall auf jedem Teil des Prothalliums; für gewöhnlich treten sie an seinem Basalteil auf, seltener auf den Lappen und am Rande oder bei N-Mangel an der Spitze. Warum sind für die Archegonienbildung meristische Prothallien und dazu besondere Zellen derselben notwendig, während die Antheridienbildung viel unabhängiger davon erfolgt?

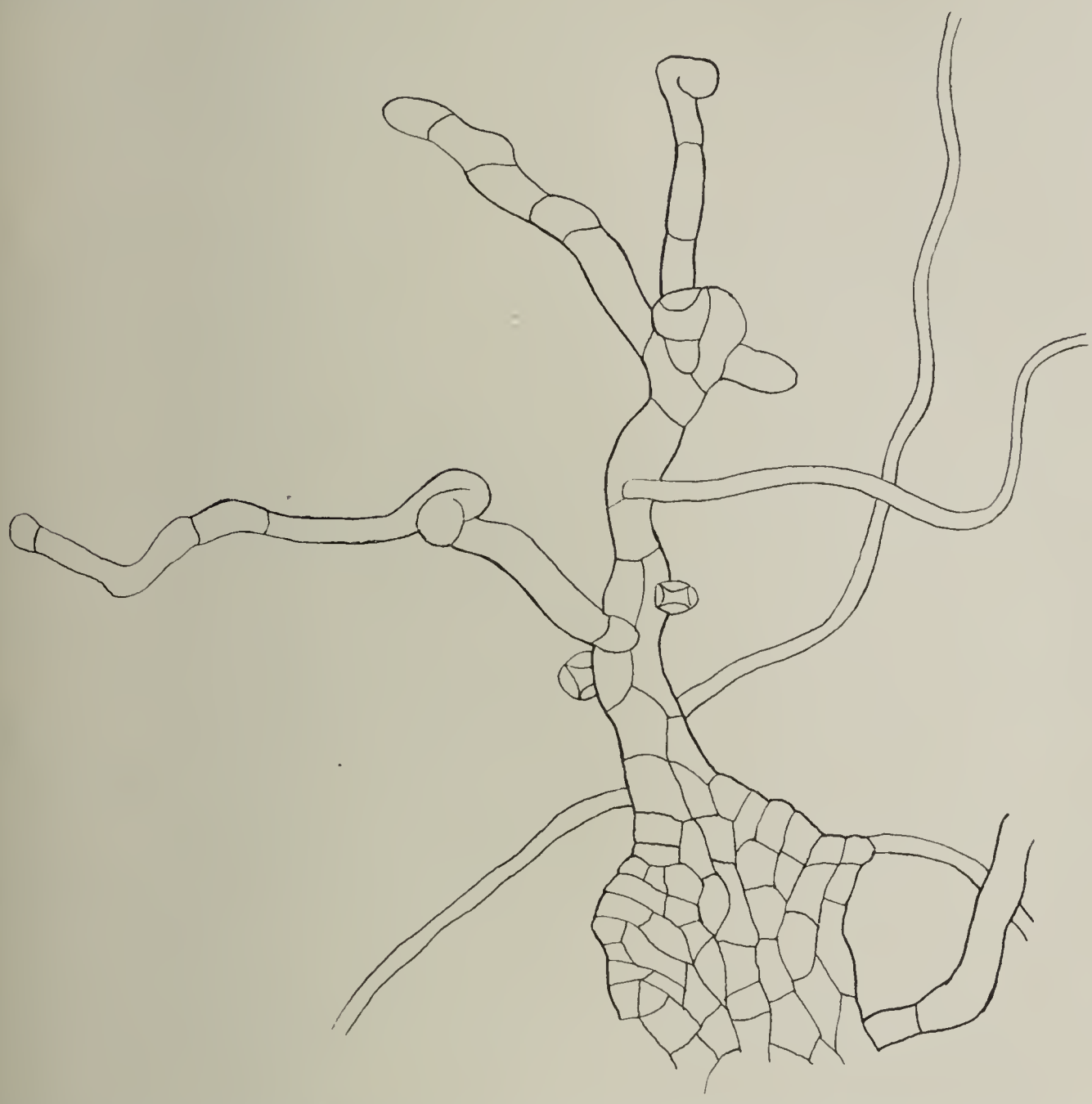


Fig. 6. Pteris cretica. Ein Teil des Prothalliums in Knop 0,01 % bei höherer Temperatur und in schwachem Licht kultiviert. Vergr. 74.

Zacharias (1887) sagt darüber: „Vergleicht man die männlichen mit den weiblichen Sexualzellen, zunächst bei den Farnen, so ergeben sich erhebliche Verschiedenheiten insbesondere in der Beschaffenheit des Zellkerns. Der Kern der männlichen Zellen enthält keinen Nukleolus und besteht anscheinend aus einer homogenen, im wesentlichen aus Nuklein zusammengesetzten Masse. Der Kern der weiblichen Zelle hingegen

besitzt große Nukleolen, während sich Nuklein nicht in ihm nachweisen läßt, sondern ein Netzwerk oder Gerüst mit den Reaktionen des Plastin.“ „Der Eikern enthält demnach bei Pteris serulata ein Plastinnetzwerk, in welchem sich kein Nuklein nachweisen läßt. Der Eikern stammt von den nukleinhaltigen Kernen der Prothalliumzellen ab.“ Zacharias vermutet weiterhin, „daß das ursprünglich im Eikern vorhandene Nuklein während der erheblichen Vergrößerung, welche der Kern bei der Ausbildung des Eies erfährt, sich mehr und mehr im Kern verteilt, ohne zuzunehmen, so daß schließlich ein Kern resultiert, dessen prozentiger Gehalt an Nuklein so gering ist, daß derselbe sich auf mikrochemischem Wege nicht mehr nachweisen läßt“. So kann man mit Zacharias annehmen, daß die besondere Quantität des Nuklein, Eiweißes und Plastin die Bestimmung der Archegonien- und Antheridienbildung beeinflußt.

Die Archegonienmutterzellen, welche große Mengen Plastin und Eiweiß erhalten, können nur bei guter N-Ernährung der Prothallien zur Entwicklung gelangen. Dagegen vermögen die Antheridienmutterzellen sich auch bei schlechter Ernährung zu entwickeln. Man kann vermuten, daß das Nuklein, das man reichlich im Spermakern vorfindet, für die vollständige Ausbildung der Antheridien notwendig und allein vielleicht schon ausreichend ist. Da die Archegonienbildung auf einen besonderen Teil an der Bucht des Prothalliums beschränkt ist, muß man notwendigerweise eine Beziehung zwischen dem Bildungsorte der Archegonien und dem Inhalt der sie liefernden Zellen vermuten.

Alle meristischen Zellen besitzen reichen Plasmagehalt und große Kerne. Die zur Archegonienbildung befähigten Zellen liegen direkt hinter diesen meristischen Zellen und werden wahrscheinlich von ihnen reichlich mit Eiweiß oder anderen für die Archegonienbildung notwendigen Substanzen versehen. Man kann vermuten, daß die Archegonienbildung nur deshalb an diese bestimmte Stelle gebunden ist, weil die hier befindlichen Zellen quantitativ oder qualitativ einige Substanzen enthalten, die sie allein zur Eikernbildung zu befähigen vermögen. Weiter kann man denken, daß die „notwendigen Substanzen“ für die Archegonienbildung d. h. Eiweiß und Plastin (?) nur in den Zellen von gut wachsenden Prothallien entstehen. Wenn das Prothallium in Lösungen bei N- oder P-Mangel kultiviert wird, so kann dasselbe die „notwendigen Substanzen“ unmöglich bilden, zum mindesten nicht in genügender Menge, so daß die Archegonienbildung auf diesen Prothallien gehemmt oder unterdrückt wird. Für die Antheridienbildung dagegen vermag anscheinend das Prothallium die „notwendigen Substanzen“, vielleicht nur Nuklein, in allen Zellen zu bilden.

## II. Über die Adventivsprossung.

### Allgemeines.

Die Adventivsprossung bei den Prothallien ist eine ganz gewöhnliche Lebenserscheinung. Sie findet meistens statt, wenn die Prothallien alt oder die Lebensbedingungen ungünstig geworden sind. Zahlreiche Adventivsprosse entwickeln sich auf alten Prothallien an deren Basalteil und bei den noch jungen Prothallien, die unter ungünstigen Bedingungen kultiviert werden, auf verschiedenen Teilen, z. B. auf den Lappenzellen oder auf den Randzellen. Ein Überblick über die Literatur wird die Allgemeinheit dieser Erscheinung dartun.

### A. Historisch.

Zuerst wurde die Adventivsprossung von Hofmeister (1849) bei den abortiven Prothallien von Nothochlaena, Allosorus und Gymnogramme häufig aufgefunden. Bei diesen Prothallien wachsen in der Regel mehrere einzelne Zellen des Saumes zu einem im allgemeinen gestreckt-spateligen, sehr schlank gebauten Adventivsproß mit nur einzelliger Basis aus. Sie trennen sich häufig schon früh vom Prothallium, welches sie erzeugte, durch Absterben und Auflösen der verbindenden Zellen und stellen dann selbständige, sehr schmale Prothallien dar, die häufig sehr zahlreiche Antheridien tragen. Wigand (1854) beobachtete bei Cibotium Schiedei, daß aus einzelnen Punkten der Fläche junge, spatelförmige Vorkeime entspringen, sich loslösen und so zur Vermehrung dienen. Ferner sah er Exemplare, bei denen die ganze Oberfläche mit schmalen Läppchen bedeckt war. Meistens findet die Sprossung oberseits, doch auch unterseits statt. Besondere Neigung zur Sprossung zeigt Acrostichum crinitum, auch Aspidium trifoliatum, Pteris serrulata usw.

Mit der Sprossung ist Teilung verwandt; der Vorkeim der Farne teilt sich nämlich oft, z. B. bei Alsophila villosa und Blechnum spec. freiwillig am vorderen Ende in zwei Lappen, von denen sich jeder als selbständiger Vorkeim verhält und mitunter wieder teilt, so daß aus einem Exemplar 2, 4, 6 usw. herzförmige, nur mit der Basis zusammenhängende, jeder mit Triebfähigkeit versehene Lappen entstehen.

Im ersten Jahre sterilbleibende Prothallien von Chrysodium crinitum treiben nach Stange eine große Menge dicht aneinandergereihter Sprosse aus den Seitenrändern hervor, die im 2. Jahre Pflänzchen zur Entwicklung bringen. Die alten Prothallien, deren mittlere Teile sich nicht mehr in voller Lebenskraft befinden, bilden

häufig am Rande neue Prothallien aus, die nach und nach die Gestalt der Mutterprothallien annehmen und mit der Zeit neue Pflanzen erzeugen.

Bei Hymenophyllaceen (Mettenius 1864) besitzen die Randzellen der blattartigen Ausbreitungen der im übrigen confervenartigen Vorkeime die Fähigkeit, außer Haarwurzeln neuen Sproßenden Ursprung zu geben. Janczewski und Rostafintski (1875) beobachteten dagegen bei dem Vorkeimen von Hymenophyllum Tunbridgense nie confervenartige Beschaffenheit, sondern eine bandförmige oder verzweigte, einfache Zellschicht ohne Zellkissen [1]).

Kny (1892) beobachtete bei Osmunda regalis besonders bei gedrängtem Wachstum, daß die Prothallien oft sehr zahlreich nebeneinander und fast nur am Rande auftreten. Sie können sich ablösen und selbständig fortentwickeln.

Bei Aneimia spricht Burck (1875) davon, daß manche Vorkeime keine hohe Stufe der Entwicklung erreichen, vielmehr auf einen jugendlichen Stadium verharren oder sich etwas abweichend entwickeln. Sie sind alle ausschließlich männlich ohne Zellpolster, oft mehr gelappt oder bringen sich verzweigende Zellreihen hervor. Nie kommen Aussprossungen aus Flächenzellen vor; dagegen können die verzweigten Zellreihen sich ablösen. Die großen, zweigeschlechtigen oder rein weiblichen Vorkeime von Aneimia erzeugen keine Auszweigungen, können aber infolge des Absterbens einzelner Zellreihen in mehrere Stücke zerfallen.

Der Vorkeim von Gymnogramme leptophylla bringt nach Goebel (1877) außer schraubenförmig oder dichasial angeordneten Normalästen, die sich später voneinander trennen und selbständig weiter wachsen können, sehr häufig Adventivsprosse hervor. Die flächenständigen Adventivsprosse verwandeln sich in der Folge in rundliche Knöllchen, die mit schmaler Basis dem Prothallium aufsitzen und auf ihrer Oberfläche zahlreiche Antheridien oder einen zweilappigen, sekundären Vorkeim hervorbringen, zwischen dessen Lappen darauf ein sogenannter Fruchtsproß mit Archegonien, umgeben von Antheridien, auftritt.

Bei den Cyatheaceen wie bei den Polypodiaceen kommen nach Bauke (1876) auf den archegonientragenden Vorkeimen Sprossungen im allgemeinen nur ausnahmsweise vor, während sich die männlichen

---

1) Diese Zellschicht vermag aus Randzellen Adventivsprosse zu produzieren, deren Zellteilung sehr unregelmäßig ist (dieselben Autoren).

Vorkeime vielfach auf diese Weise vermehren. Es ist also hier ganz anders als bei den Osmundaceen, wo nach Kny und Lürßen die Bildung von Seitensprossen an den archegonientragenden Prothallien allgemeine Regel ist. Solches ist auch fast regelmäßig bei Aneimia und Mohria an den Gewebepolstern älterer Vorkeime der Fall, und zwar bei Aneimia, wie es scheint, immer nur auf der Unterseite, bei Mohria dagegen auch auf der Oberseite.

Adventivsprosse sind bei Marattiaceen ebenfalls nach Jonkmann (1878) häufig, verleihen ihnen ein sehr unregelmäßiges Aussehen und lösen sich oft ab, um sich selbständig fortzuentwickeln.

De Bary (1878) beobachtete an den kleinen, männlichen Prothallien von Pteris cretica die Neubildung accessorischer oder adventiver Auszweigungen sukzessiver Ordnungen, welche die Eigenschaften von neuen Prothallien annehmen können und alsdann nicht selten durch Absterben und Verwesung der Zellen ihrer Insertionsstelle von dem Mutterprothallium völlig getrennt werden. Er sagt weiter, daß die meisten dieser sekundären Bildungen ihrer Entstehung und ihren anfänglichen Eigenschaften nach den akzessorischen oder adventiven Auszweigungen gleich sind, welche an regulären, monözischen oder männlichen Farnprothallien häufig vorkommen und mehrfach beschrieben worden sind. Wie bei diesen entstehen sie sehr oft durch Auswachsen einzelner Zellen des Randes oder auf der Fläche zu einer fadenförmigen Zellreihe, die sich dann zum flachen Körper weiterbildet, oder aber sie entstehen durch Auswachsen eines größeren, vielzelligen Randabschnittes und sitzen dann dem Mutterprothallium mit breiter Basis an. Die Form, welche diese Körper annehmen, ist ungemein mannigfaltig. Die einen bleiben schmal, relativ wenigzellig, einschichtig, den männlichen, primären Zwergprothallien ähnlich; andere erhalten an ihrem freien Rande eine typisch wachsende Herzbucht und schließlich die Gesamtstruktur und Form regelmäßig gewachsener, primärer Prothallien. Alle diese Verzweigungsformen können sich in alten, gut kultivierten, zumal von Anfang an dichten Aussaaten in unglaublicher Zahl derart entwickeln, daß die Bodenoberfläche von einem dichten Rasen großer und kleiner Sekundärprothallien bedeckt wird.

Heim (1896) kultivierte die Prothallien von Lygodium japonicum, Balantium antarcticum, Alsophila australis und Doodya caudata unter gelbem Glas und diese bildeten hier ameristische Adventivprothallien. Unter Chinin- und Aeskulinlösung (vgl. pag. 284) hatten alle Prothallien von Lygodium Adventivprothallien getrieben. In der Kultur unter 0,6 cm dicker Wasserschicht waren nur bei Also-

phila australis, „welche Spezies zur Anlage solcher Organe besonders geeignet zu sein scheint“, Adventivprothallien vorhanden.

An den Prothallien von Ophioglossum vulgatum beobachtete Bruchmann (1904), daß Adventivsprossung sowohl nahe dem Vegetationspunkt als auch aus alten, bereits braungefärbten Körperteilen aufzutreten vermag. Pseudoadventivknospen werden von den Prothallien

*A* *B*

Fig. 7. Asplenium Nidus. Knop 0,1 % bei schwachem Licht kultiviert. Mit langem, schlauchförmigem Adventivsproß. Vergr. 110.

Fig. 8. *A* Asplenium Nidus. Adventivsprosse unter Bedingungen wie Fig. 7. Vergr. 235. — *B* Aspidium Filix mas. Adventives Wachstum einer Apikalzelle: kultiviert in Knop 0,1 % unter schwachem Licht. Vergr. 235.

von Lycopodium complanatum gebildet, von denen die erste schon vom Embryo im Prothallium angelegt wird (Bruchmann 1908). Diese Sprossungen der Prothallien nehmen an der Peripherie des Meristems in einer interkalaren Vegetationszone ihren Ursprung und die oberen Teile der Sprossung schreiten zur Entwicklung der ersten Sexualorgane und beschließen damit ihr Wachstum.

Stephenson (1908) fand bei Dicksonia und Cyathea, besonders bei ersterer, Adventivsprosse. Studien von Lagerberg (1908) über einige schwedische Farne, sowie über Polypodium vulgare, Aspidium, spinulosum, Asplenium trichomanes, A. ruta muraria, Cystopteris fragilis und Scolopendrium vulgare zeigen, daß Adventivsprosse nicht nur in Kulturen, sondern auch im Freien sehr häufig sind. Die nach Verletzungen oder Zerstückelungen auftretenden, „reparativen Sprosse“ sind sehr mannigfaltig und andersartig wie die in Kulturen sich entwickelnden Formen.

## B. Eigene Beobachtungen.

Im allgemeinen gibt es zwei verschiedene Formen der Adventivsprossung. Die erste beobachtet man häufig bei Aspidium Filix mas, Adiantum tenerum und Asplenium Nidus, wenn deren Prothallien unter schwachem Licht kultiviert werden (Fig. 7 u. 8). Die Sprossung beginnt mit dem Streckungswachstum einer Randzelle. Die betreffenden Zellen erreichen manchmal bedeutende Länge und werden schlauchförmig. Die Spitzen der Auswüchse enthalten dichtes Zytoplasma und viele Chlorophyllkörner, während ihr Basalteil nur wenig Zellsubstanz enthält oder ganz inhaltslos erscheint.

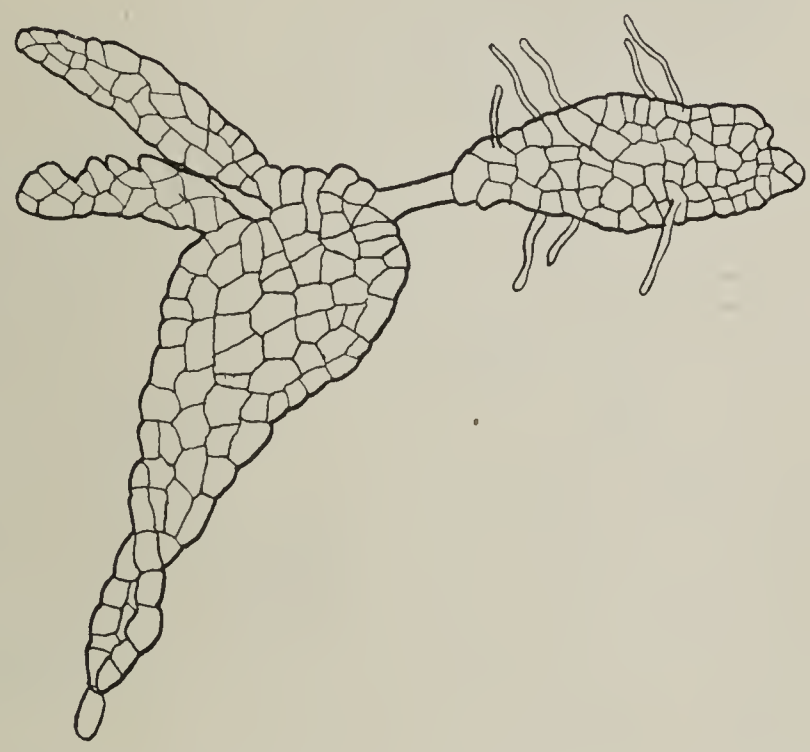


Fig. 9. Alsophila australis. Unter P-Mangel bei höherer Temperatur und im hellen Licht. kultiviert. Vergr. 46.

Die Auswüchse teilen sich schließlich und bilden eine Reihe von langgestreckten Zellen. In anderen Fällen bilden solche schlauchförmigen Auswüchse einen Zellkomplex und schließlich geht daraus ein sehr unregelmäßig gestaltetes Adventivprothallium hervor.

Auf einem Prothallium von Aspidium Filix mas, welches in Knop'scher Nährlösung unter normalem Licht bei Zimmertemperatur kultiviert worden war, traten zahlreiche, schuppenförmige Adventivprothallien auf, die nach und nach den ganzen Rand des Prothalliums bedeckten. Einige von diesen Adventivprothallien wurden von dem Mutterprothallium abgeschnitten. Die isolierten Sprosse bildeten viele

der verletzten Stelle benachbarte Zellen in Rhizoiden um und außerdem gelangte ein normales Meristem zur Entwicklung. Die Antheridien wurden auf den Adventivsprossen stets ausgebildet, einerlei, ob diese losgelöst waren oder nicht. Dagegen konnte ich keine Archegonien auf den nicht von dem Mutterprothallium losgelösten Adventivsprossen feststellen, wohl aber auf den isolierten. Ebenfalls beobachtete ich auf einem losgelösten, selbständigen Adventivprothallium, das aus vollständiger Nährlösung in N-freie übergeführt worden war, normale Archegonienbildung. Nach einigen Tagen wurden an diesem Prothallium zahlreiche Rhizoiden gebildet und die Chlorophyllkörner enthielten Stärke in großer

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 10. Alsophila australis. Kultiviert in Knop 0,5 % bei hoher Temperatur unter hellem Licht. Vergr. 74.

Fig. 11. Alsophila australis. Das Prothallium von Fig. 10: Älteres Stadium der Adventivsprosse. Vergr. 74.

Menge. Später erschienen Archegonien in großer Zahl, aber auffallender Weise keine Antheridien.

Der zweite Typus der Adventivsprossenbildung verhält sich ganz anders als der soeben beschriebene. Während dieser durch das schlauchförmige Streckungswachstum einiger Randzellen charakterisiert ist, findet bei jenem das Wachstum auf der Fläche des Prothalliums statt und auch nur in stark beleuchteten Kulturen. Die Zellen wachsen nie schlauchförmig, sondern teilen sich sukzessiv direkt auf der Oberfläche des Prothalliums und bilden durch diese lebhafte Teilung vielzellige Knöllchen (Fig. 10).

Geht dieses Wachstum lebhaft vor sich, so wird die ganze Oberfläche des Prothalliums mit solchen Knöllchen bedeckt; später entwickeln sich aus den adventiven Knöllchen normale, herzförmige Adventivprothallien (Fig. 11) und schließlich lösen sie sich von dem Mutterprothallium los.

Man findet die Knöllchen sowohl unter Kulturen mit normaler Knop'scher Lösung als auch bei N- und P-Mangel (Fig. 9). Starkes Licht scheint aber immer für diese Art von Wachstum ein notwendiger Faktor zu sein.

Nach meinen Beobachtungen tritt die Erscheinung besonders bei Alsophila australis, Balantium antarcticum und bei Asplenium Nidus auf. Nie habe ich beobachtet, daß die zwei so verschiedenen Typen der Adventivsproßbildung auf ein und demselben Prothallium zusammen vorkommen. Denn ersterer Typus findet sich ja, wie erwähnt, in schwachem Lichte, während letzterer nur im hellen Lichte auftritt.

### C. Die künstliche Adventivsprossung durch Narkotika und Plasmolyse.

Einen interessanten Fall der künstlichen Adventivsprossung beobachtete Heilbronn (1910). Er hatte die Prothallien von Asplenium einer Mischung von äther- und chloroformhaltiger Luft ausgesetzt, wodurch die Prothalliumzellen adventiv auswuchsen. Ich konnte aber dieselben Resultate nicht wieder erhalten.

Die Prothallien von Athyrium Filix femina, welche in Nährlösungen, in destilliertem Wasser oder auch auf dem Moorboden kultiviert worden waren, wurden mit chloroform- resp. ätherhaltiger Luft (2700 ccm Luft + 5 ccm Narkotikum) ausgelegt. Die Kulturen blieben in beiden Mischungen 3 Stunden. Bei länger als 6 Stunden dauernder Einwirkung starben die Zellen stets ab. Die so behandelten Zellen haben in meinen Versuchen nie Adventivsprosse gebildet, sondern ihr Wachstum wurde nur etwas angeregt.

In der Plasmolyse dagegen fand ich einen Reiz für die Adventivsprossenbildung. Ich hatte nämlich in einer Kultur von Asplenium Nidus, welche lange Zeit in Knop'scher Lösung gewachsen war, beobachtet, daß die Zellen stark plasmolysiert waren, da die Konzentration der Nährflüssigkeit durch die Verdunstung sich so sehr gesteigert hatte, daß sich schon Kristalle von $KNO_3$ abgeschieden hatten. Als ich wieder schwache Nährlösung zusetzte, sah ich, daß die Plasmolyse nach und nach zurückging. Nach einigen Tagen fand ich, daß aus diesen plasmolisierten Zellen Adventivsprosse ausgewachsen waren. Dies führte mich zu weiteren Untersuchungen und ich fand, daß die Plasmolyse

eine Ursache des Adventivwachstums der Prothalliumzellen ist. Das Resultat meiner Untersuchung lehrt, daß die Sprossung bei Plasmolyse eine allgemeine Erscheinung unter den daraufhin untersuchten Arten ist, d. h. bei Alsophila australis, Balantium antarcticum, Asplenium Nidus, Aspidium Filix mas, Athyrium Filix femina, Ceratopteris thalictroides und Adiantum tenerum. Namentlich die ersten drei Art bilden leicht und viele Adventivsprosse.

Fig. 12. Ceratopteris thalictroides. Adventivsprosse auf den Lappenzellen eines plasmolysierten Prothalliums, mit viel Stärke. Plasmolysiert mit $^1/_2$ N $KNO_3$, kultiviert in Knop 0,1 %, 25 Tage nach Behandlung. Vergr. 235.

Um die Rolle, die die Plasmolyse bei dieser Adventivsproßbildung spielt, feststellen zu können, habe ich folgende Fragen zu lösen versucht:

1. Die Wirkung der Plasmolyse selbst.
2. Die Wirkung der verschiedenen, die Plasmolyse hervorrufenden, hypertonischen Lösungen.
3. Die Wirkung der Nährlösungen nach erfolgter Plasmolyse.

## Versuch I.

Zur Frage, ob nur die Plasmolyse oder die Wirkung der zur Plasmolyse benützten Lösung eine Rolle bei dem Adventivwachstum spielt, wurden folgende Versuche ausgeführt.

Die jungen Prothallien von Balantium antarcticum wurden in $^1/_2$, $^1/_4$, und $^1/_8$ Normallösungen von $KH_2PO_4$ und in 1, $^1/_2$, $^1/_4$, und $^1/_8$ Normallösungen von Saccharose gebracht. Nach 20 Minuten wurden die Prothallien wieder aus den Lösungen herausgenommen und mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Dann brachte ich sie in Knop'sche Lösung (0,5 %). Die $^1/_2$ N-Lösungen von $KH_2PO_4$ und die 1 N- und $^1/_2$ N-Lösungen von Saccharose riefen die stärkste Plasmolyse hervor.

Auch von $^1/_4$ N $KH_2PO_4$-Lösung wurden die meisten Zellen plasmolysiert, aber einige meristische Zellen blieben normal. $^1/_8$ N $KH_2PO_4$ plasmolysierte dagegen gar nicht.

Nur die plasmolysierten Zellen können unter sonst normalen Bedingungen adventiv auswachsen (Fig. 13 *A*). Denn die Zellen, welche in gleicher Weise mit zu schwachen, hypertonischen Lösungen behandelt worden waren und infolgedessen keine Plasmolyse gezeigt hatten, blieben normal (Fig. 13 *B*). Die Tabelle IV gibt den Prozentsatz der auswachsenden Zellen aller Prothallien zusammengenommen an. Die Zählung wurde 23 Tage nach der Plasmolyse ausgeführt.

*A* *B*

Fig. 13. Balantium antarcticum. *A* durch Zucker plasmolysiertes Prothallium mit zahlreichen Adventivsprossen. Vergr. 74. — *B* Prothallium ohne Plasmolyse. *A* und *B* in Knop 0,5 %. 36 Tage nach Behandlung. Vergr. 74.

**Tabelle IV.**

Plasmolysierte Prothallien von Balantium antarcticum.

| Konzentrationen | Plasmolysiert durch: | |
|---|---|---|
| | $C_{12}H_{22}O_{11}$ | $KH_2PO_4$ |
| 1 N | 62 % | —[1]) |
| $^1/_2$ „ | 32 % | 50 |
| $^1/_4$ „ | 10 % | 30 |
| $^1/_8$ „ | — | keine |
| Ohne Behandlung | keine | keine |

1) — bedeutet: Nicht ausgeführt.

An den plasmolysierten Prothallien findet die Adventivsprossung auf beiden Seiten statt. Das Wachstum scheint aber auf der Unterseite des Prothalliums stärker zu sein, da sich die Prothallien nach ein paar Tagen in der Nährlösung aufwärts krümmten und auf der hohlen Oberfläche zahlreiche Sprosse entwickelten (Fig. 14).

Bei Athyrium Filix femina kann die Antheridienbildung auch auf den Adventivsprossen stattfinden. Die Prothallien wurden mit $KNO_3$ und Saccharose-Lösungen plasmolysiert und nachher in Knop 0,1 % kultiviert. Ihre Veränderung 24 Tage nach erfolgter Behandlung zeigt Tabelle V.

**Tabelle V.**

Wirkung der Plasmolyse mit $KNO_3$ auf Athyrium Filix femina.

| Nr. | Plasmolysiert durch $KNO_3$ | Verhalten der Prothallien: Adventivsprosse | Archegonien | Wachstum des Prothalliums | Antheridien |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | $^1/_2$ N | viele (13 %) | vorhanden | — | vorhanden |
| 2 | $^1/_4$ „ | „ (22 %) | ? | — | „ |
| 3 | $^1/_8$ „ | sehr wenig | vorhanden | stark | „ |
| 4 | $^1/_{16}$ „ | keine | „ | — | „ |
| 5 | ohne Behandl. | „ | — | gut | — |

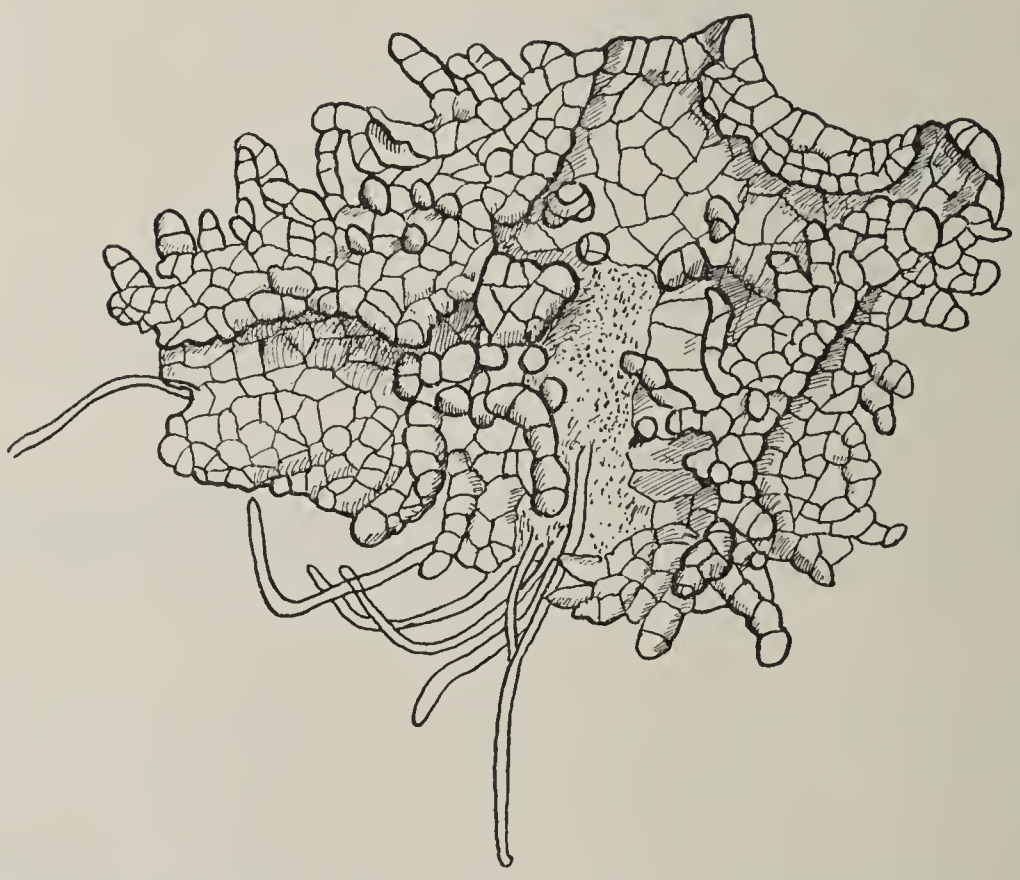


Fig. 14. Aspidium Filix mas. Adventivsprosse auf beiden Seiten des Prothalliums ausgewachsen. Nach Plasmolyse kultiviert in Knop 0,5 %. Vergr. 46.

Ein großer Unterschied besteht zwischen den Kulturen von 2 und 3. $^1/_8$ Normallösung plasmolysiert die Zellen nicht, dagegen $^1/_4$ Normallösung stark. Die so behandelten, unplasmolysierten Zellen wachsen sehr üppig in der Nährlösung und ihre Größe nimmt merklich zu. Die plasmolysierten dagegen wachsen keineswegs ebenso gut.

Die Wirkung der $KNO_3$-Lösung auf die Plasmamembran erfolgt sehr schnell. Die Kontraktion des Plasmas findet gleich nach der Überführung statt. Die Zuckerlösung dagegen wirkt etwas langsamer, denn man beobachtet, wie die Zellen erst ihren Turgor verlieren, eine Abhebung des Plasmas von der Zellwand dagegen nicht so rasch erfolgt wie bei Einwirkung von $KNO_3$. Die Zelle verhält sich bei Plasmolyse mit Zucker ebenso wie beim Austrocknen, da auch hier in ähnlicher Weise das Plasma einige Minuten noch mit der Zellhaut vollkommen in Berührung bleibt, bis es sich schließlich von der Membran als eine runde Masse abhebt.

In Parallelkulturen habe ich die Prothallien von Athyrium Filix femina statt mit $KNO_3$ mit Saccharose behandelt. Sie blieben in der hypertonischen Lösung ebensolange als die von Tabelle V. Die Wirkung auf die Prothallien ist aus Tabelle VI zu ersehen. Bei Athyrium scheint auch die Antheridienbildung durch die Plasmolyse begünstigt zu werden. Ba-

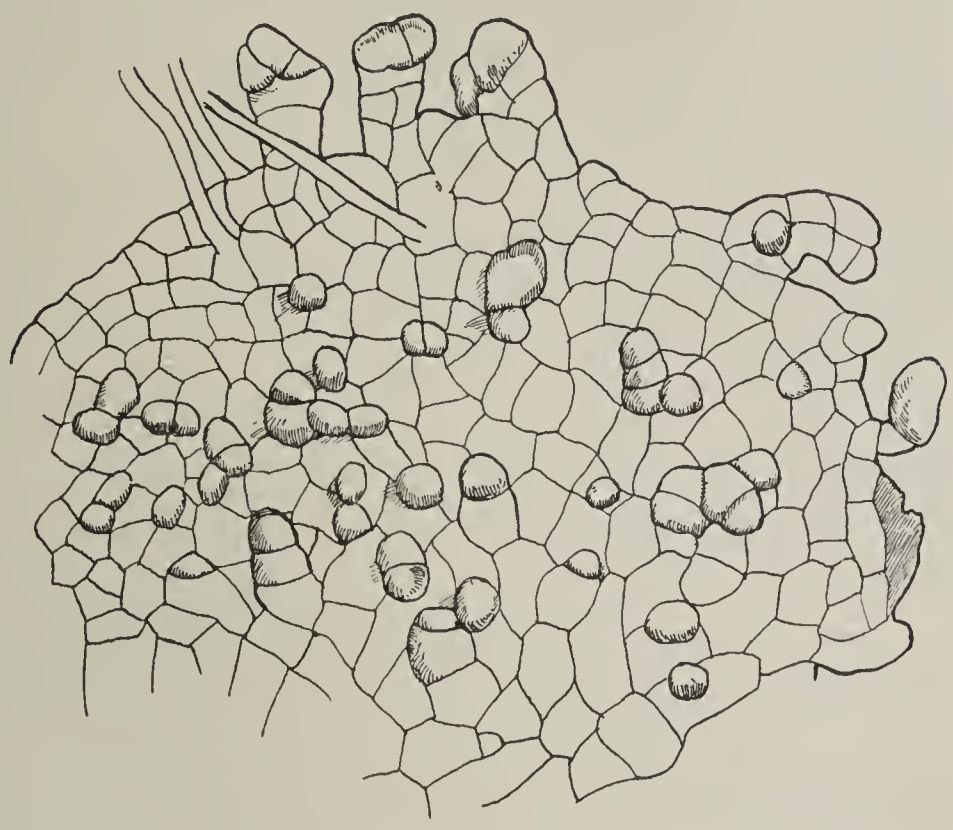


Fig. 15. Balantium antarcticum. Prothallium mit Adventivsprossen; plasmolysiert durch ½ Normal-Saccharose. Kultiviert in Knop 0,1 %; 31 Tage nach der Behandlung. Vergr. 74.

**Tabelle VI.**

Wirkung der Plasmolyse mit $C_{12}H_{22}O_{11}$ auf Athyrium Filix femina.

| Nr. | Konzentration $C_{12}H_{22}O_{11}$ | Nährlösung | Verhalten: Adventivknospen | Verhalten: Antheridien |
|---|---|---|---|---|
| 1 | ½ N | Knop 0,1 % | zahlreich, je 3—4zellig | vorhanden |
| 2 | ¼ „ | Knop 0,1 % | keine | zahlreich |
| 3 | ¼ „ | Glukose 0,1 % | „ | „ |
| 4 | ⅛ „ | Knop 0,1 % | „ | wenige |
| 5 | ⅛ „ | Glukose 0,1 % | „ | „ |
| 6 | ohne Behandlung | Knop 0,1 % | „ | ganz wenig |

lantium und Alsophila bildeten dagegen nach der Plasmolyse nur Adventivsprosse und keine Antheridien.

Sehr wahrscheinlich hängt die Antheridien- und Adventivsprossenbildung bei plasmolysierten Zellen von der Konzentration der Nährlösung ab. Zu dieser Vermutung führte mich das Ergebnis des folgenden Versuches. Die jungen Prothallien von Aspidium Filix mas waren mit $^1/_2$ Normal-$KH_2PO_4$-Lösung plasmolysiert worden, und darauf wurde Wasser der hypertonischen Lösung zugesetzt, so daß nach und nach die Plasmolyse wieder zurückging. Dann brachte ich die Prothallien in 1 %, 0,5 %, 0,1 % und 0,01 % Knop'sche Nährlösung. Nach 5 Tagen zeigte sich das erste Adventivwachstum und nach 27 Tagen fand ich, daß die Adventivsprosse sich in den Kulturen mit höher konzentrierter Knop'scher Lösung zahlreicher gebildet hatten als in niederer Konzentration, daß sich dagegen in den letzteren viele resp. mehr Antheridien entwickelt hatten als bei höherer Konzentration. Bei hoher Konzentration geht das Sproßwachstum schneller vor sich und die Sprosse werden größer als in schwacher Konzentration, wo sie sehr klein bleiben. Man möge das Verhalten der Prothallien in Tabelle VII vergleichen.

**Tabelle VII.**

Wirkung der Konzentration der Nährlösung nach Rückgang der Plasmolyse (Aspidium Filix mas).

| Nr. | Lösung | Verhalten: | |
|---|---|---|---|
| | | Adventivsprosse | Antheridien |
| 1 | Knop 1,0 % | zahlreich | keine |
| 2 | „ 0,5 % | viele | viele |
| 3 | „ 0,1 % | wenige | wenige |
| 4 | „ 0,01 % | ganz wenige | zahlreiche |

## Versuch II.

Bei diesem Versuch fand ich, daß die Verschiedenheit der zur Plasmolyse benutzten Lösungen als Reizmittel zur Sprossung keine Rolle spielt. Ob die Plasmolyse mit Lösungen von Elektrolyten oder Nichtelektrolyten ausgeführt wird, ist in der Wirkung ganz gleich. Es ist vielmehr nur notwendig, die Zellen mit einer ungiftigen Lösung zu plasmolysieren, damit sie später in Nährlösungen zur Bildung von Adventivsprossen veranlaßt werden.

Die Prothallien von Athyrium Filix femina wurden mit $^1/_2$ Normallösungen von $CaCl_2$, $KNO_3$, $MgSO_4$, $KH_2PO_4$ und $C_6H_{12}O_6$ plasmolysiert; alsdann wurden sie mit destilliertem Wasser ausgewaschen und in 0,1 %ige Knop'sche Nährlösung resp. Glukose gebracht. In beiden Nährlösungen wuchsen die Zellen adventiv aus. In den Glukoselösungen erfolgte das Auswachsen aber nicht so reichlich wie in der Knop'schen Lösung, und ebenso wurde in Zucker das Wachstum der Sprosse bald unterbrochen. Im Grunde genommen ist aber das Resultat das Gleiche, da es ja im wesentlichen auf das spätere Auswachsen nach der Plasmolyse ankommt. Die in Zuckerlösung gebildeten Zellen enthielten Stärke in großer Menge, während die in Knop'scher Lösung gebildeten keine Stärke in so abnormer Weise aufwiesen. In Knop'scher Lösung entwickelten auch die Adventivsprosse kleine, schuppenförmige Prothallien. Genauere Zahlen bringt Tabelle VIII. Die adventiv auswachsenden Zellen wurden 13 Tage nach Behandlung gezählt.

**Tabelle VIII.**

Wirkung der verschiedenen, hypertonischen Lösungen auf die Adventivsprossung (Athyrium Filix femina).

| Nr. | Plasmolysiert durch ½ Normal-Lösung von | Nach der Plasmolyse übergeführt in Knop 0,1 % | | in Glukose 0,1 % | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Zahl der Zellen | Adventiv ausgewachsene Zellen in % | Zahl der Zellen | Adventiv ausgewachsene Zellen in % |
| 1 | $KH_2PO_4$ | 725 | 32,0 | ? | 25,0 |
| 2 | $MgSO_4$ | 650 | 9,1 | 400 | 7,7 |
| 3 | $KNO_3$ | 1226 | 22,8 | abgestorben | — |
| 4 | $CaCl_2$ | 1180 | 22,3 | 700 | 7,1 |
| 5 | $C_6H_{12}O_6$ | 865 | 24,4 | 795 | 12,4 |
| 6 | ohne Behandlung | — | — | — | — |

In ähnlicher Weise wurden die Prothallien von Alsophila australis mit $^1/_2$ Normallösungen von $KH_2PO_4$, $MgSO_4$, $K_2HPO_4$, $KNO_3$, $CaCl_2$ und mit $C_{12}H_{22}O_{11}$ plasmolysiert und in Knop'scher Nährlösung kultiviert. Gleichmäßig bildeten alle Kulturen Adventivsprosse. Die größte Menge fand ich ebenfalls bei den mit $KH_2PO_4$ behandelten Prothallien.

## Versuch III.

Wir haben schon in Versuch II gesehen, daß die chemische Beschaffenheit der hypertonischen Lösungen bei der Hervorrufung der Plasmolyse und nachfolgender Adventivsprossung keine Rolle spielt. Es ist nun noch die Frage zu beantworten, ob das Wachstum nur in vollständiger Nährlösung stattfinden kann und nicht auch in unvollständiger.

Aus diesem Grunde habe ich die plasmolysierten Prothallien von Alsophila australis in verschiedene Nährlösungen gebracht. Die Zellen waren durch Normal-Saccharoselösung plasmolysiert und mit destilliertem Wasser ausgewaschen worden. Alsdann wurden sie in folgende Nährlösungen gebracht (je 0,1 %): Knop'sche Lösung, Ca-freie, N-freie, P-freie Lösung und „Balancierte" Lösungen [1]). Schon nach 15 Tagen bildeten die Prothallien in Kulturen mit Knop'scher Lösung, N-freier und Ca-freier Lösung Adventivsprosse aus. In balancierter Lösung II waren die Prothallien abgestorben, während sie in balancierter Lösung I und bei P-Mangel die Sprossung noch nicht begonnen hatten, aber noch lebend waren.

Gleichzeitig wurden die Prothallien von Ceratopteris thalictroides mit Normal-Glukoselösung plasmolysiert und in folgende Lösungen gebracht: 0,1 % Knop, N-freie, P-freie, Ca-freie, Mg-freie, „Balancierte" Lösung und in (nochmals mit Tierkohle) destilliertes Wasser.

Der osmotische Druck der Prothalliumzellen von Ceratopteris ist sehr schwach. Wurden die Zellen eben von 0,125 Normallösung von $KNO_3$ plasmolysiert, wobei sie infolge ihres geringen, osmotischen Druckes in ihrer Aktivität ziemlich geschädigt wurden und darauf 15 Tage in vollständiger Nährlösung kultiviert, so blieben sie trotzdem weiterhin geschädigt. Sie waren nur hellgrün und die Chlorophyllkörner enthielten Stärke in anormaler Menge. Die Adventivsprossung fand trotzdem, wenn auch spärlich, in allen Kulturen statt mit Ausnahme von denjenigen mit „Balancierter" Lösung I und bei Mg-Mangel, wo die Zellen abgestorben waren.

Die Bildung von Archegonien konnte man auf den plasmolysierten Prothallien in Knop'scher Lösung und in reinem Wasser beobachten.

---

1) Balancierte Lösungen (Osterhaut 1907):

| I. | | | | II. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1000 | ccm | NaCl | 3 n/160 | 1000 | ccm | NaCl | 3 n/160 |
| 22 | „ | KCl | 3 n/160 | 18 | „ | $MgCl_2$ | 3 n/160 |
| 10 | „ | $CaCl_2$ | 3 n/160 | 10 | „ | $CaCl_2$ | 3 n/160 |

Die Prothallien von Balantium wurden mit $C_{12}H_{22}O_{11}$-Normallösung plasmolysiert, mit destilliertem Wasser ausgewaschen und dann in 0,1 %ige Lösungen von Knop, N-freier, Ca-freier Lösung, $KH_2PO_4$, $KNO_3$, $(NH_4)NO_3$ und „Balancierte“ Lösung I gebracht. Nach 21 Tagen waren in allen Kulturen mehr oder weniger Adventivsprosse entstanden. Meistens wuchsen sie auf den Randzellen und fehlten in der Regel den Flächenzellen (Fig. 16). Die folgende Tabelle IX ist die Zusammenfassung der vorliegenden Resultate.

**Tabelle IX.**

Wirkung von Nährlösungen verschiedener Zusammensetzung nach Rückgang der Plasmolyse.

| Nr. | Nährlösung 0,1 % | A. australis | Ceratopteris | Balantium |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Knop 0,1 % | sehr wenig Adventivsprosse | viele Adventivsprosse auf Randzellen, wenige auf Flächenzellen | sehr wenige Adventivsprosse |
| 2 | N-frei | Adventivsprosse vorhanden | viele Sprosse aus Randzellen | sehr wenig Adventivsprosse, neue Archegonien gebildet |
| 3 | P-frei | ? | —[1]) | sehr wenige Adventivsprosse |
| 4 | Ca-frei | Adventivsprosse aus Flächenzellen | Adventivsprosse auf Randzellen | — |
| 5 | Balanciert I | ? | wenige Adventivsprosse | abgestorben |
| 6 | „ II | — | — | — |
| 7 | Destilliertes Wasser | — | — | Adventivsprosse und neue Archegonien gebildet |
| 8 | $KNO_3$ | — | viele Adventivsprosse aus Randzellen und wenige aus Flächenzellen | — |
| 9 | $KH_2PO_4$ | — | wenige Adventivsprosse aus Randzellen | — |
| 10 | $(NH_4)NO_3$ | — | wenige Adventivsprosse aus Randzellen | — |

Aus dem Verhalten von Balantium geht deutlich hervor, daß die Prothallien in reinem Wasser Adventivsprosse zu bilden vermögen und daß die äußere Ernährung nur insofern eine Rolle spielt, als die Prothallien bei guter Ernährung üppigere Sprossung zeigen. Die

1) — bedeutet: Nicht ausgeführt.

plasmolysierten Prothallien von Ceratopteris wurden in verschiedenen Konzentrationen von Knop'scher Lösung in schwachem Licht und bei hoher Temperatur kultiviert und nach 7 Tagen folgende Zahlen von Adventivsprossen festgestellt: Bei 1 % Knop 100; bei 0,5 % 99; bei 0,1 % 77; bei 0,01 % 42; bei 0,001 % 22.

Das Adventivwachstum findet auch auf dem Agar-Agar-Boden statt. Die plasmolysierten Prothallien von Athyrium Filix femina wurden auf Agar-Boden (2 %) ausgesetzt. 14 Tage darnach waren

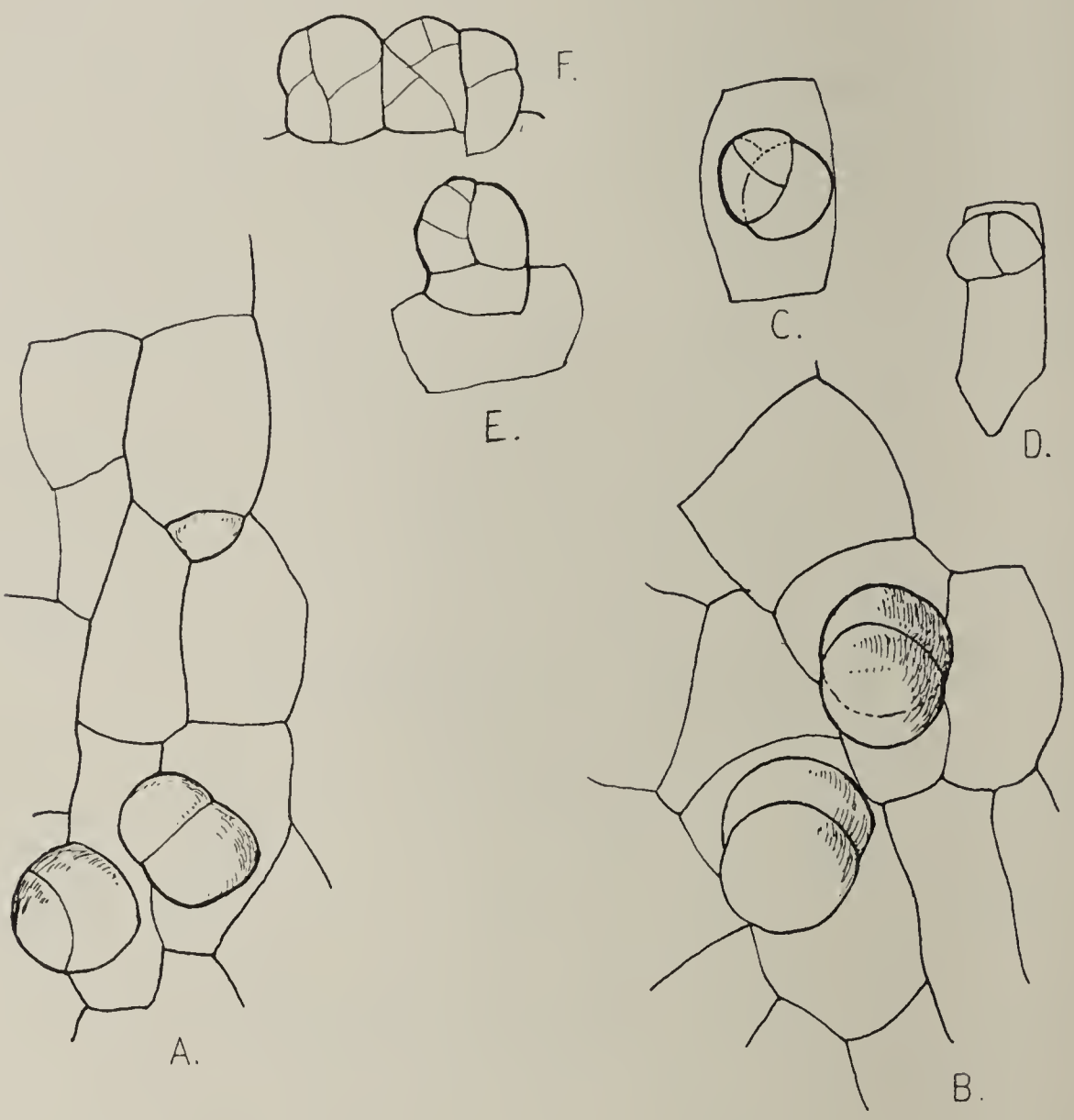



Fig. 16. Alsophila australis. Adventivsproßbildung: *A—D* auf Flächenzellen, *E* und *F* auf Randzellen. Vergr. 235.

10 % von 1400 Zellen adventiv ausgewachsen. Die kleinen Sprosse wuchsen senkrecht in die Luft und schließlich bildeten sich kleine, herzförmige Prothallien. Dagegen blieben die nicht behandelten Prothallien, die gleichzeitig auf dem Agar-Boden ausgesetzt waren, ohne Adventivsproßbildung; sie wuchsen in normaler Weise.

Im Dunkeln vermögen die plasmolysierten Zellen nicht adventiv auszuwachsen. Dagegen erhielt ich unter dem blauen und rotgelben

Strahlen bei den behandelten Prothallien von Athyrium Filix femina wieder die Adventivsprossung eben so gut als in weißen Strahlen.

Die Adventivsprosse entwickelten sich in folgender Weise. Nach der Plasmolyse ging die Kontraktion der Zellmembran in den hypotonischen Lösungen schnell zurück, meistens schon innerhalb der ersten 20 Minuten und der Zellraum wurde wieder von dem Zellinhalte ganz erfüllt. Für einige Tage blieb aber der Zustand der Zellen sehr schlecht. Die Chlorophyllkörner fingen an, Stärke in bedeutender Menge zu erzeugen. Man erinnert sich, daß unter ungünstigen Bedingungen, z. B. bei N- oder P-Hunger die Stärkebildung sehr reichlich stattfindet (vgl. pag. 292). Nach und nach wurde aber in den plasmolysierten Zellen bei vollständiger Nährlösung die Stärke wieder zurückgebildet, und sie zeigten wieder normales Wachstum. Alsdann setzte lebhafte Zellteilung ein

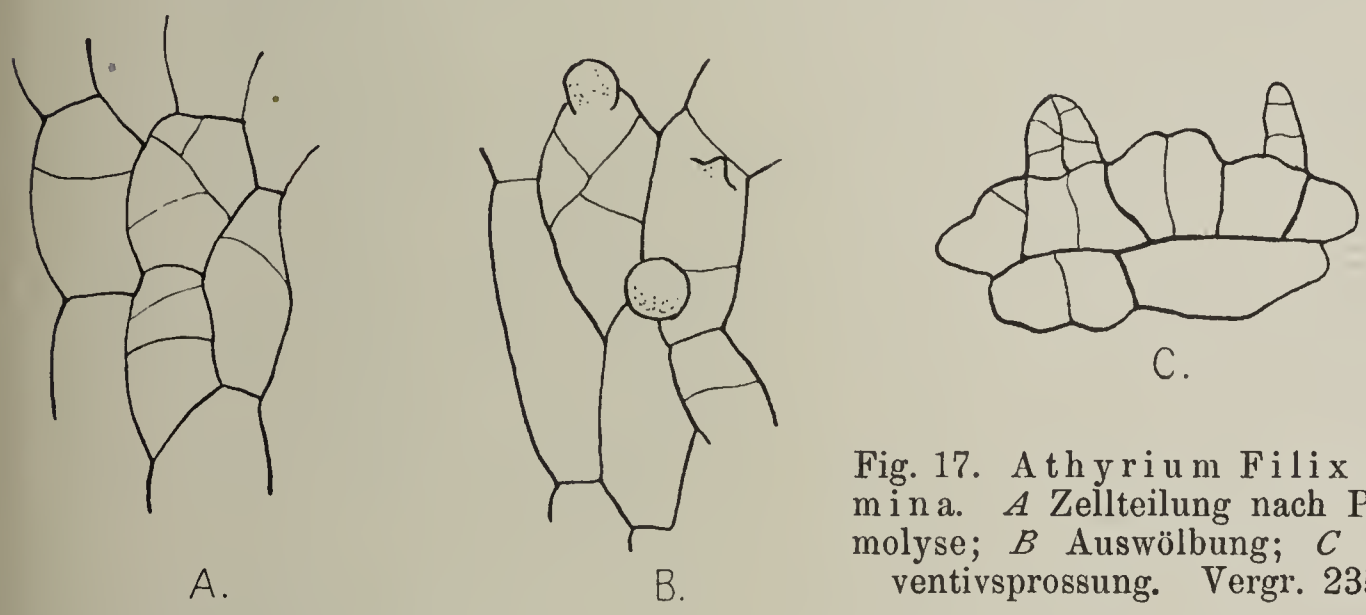



Fig. 17. Athyrium Filix femina. *A* Zellteilung nach Plasmolyse; *B* Auswölbung; *C* Adventivsprossung. Vergr. 235.

und schließlich bildete sich auf der jüngsten oder nächstjüngsten Zelle eine Vorwölbung, aus welcher die Initialzelle der Adventivsprosse hervorging. Die Vorwölbung erhielt reichlich Zytoplasma und Chlorophyll und wurde schließlich durch eine Membran von der Mutterzelle abgetrennt; dann fing sie an, sich antiklinal zu teilen und bildete so einen Sproß aus (Fig. 17).

Die Bildung der Sprosse weicht jedoch oft von diesem Modus ab. So fiel manchmal lebhafte Zellteilung nach der Plasmolyse weg und die plasmolysierte Zelle bildete direkt die Vorwölbung und daraus wieder den Adventivsproß. Die Teilung der Initialzellen der Sprossung kann immer antiklinal sein oder nach den ersten tritt periklinale Teilung auf und jeder der periklinalen Teile teilt sich antiklinal weiter. Auch Bruchstücke von Prothallien sind imstande, adventiv auszuwachsen.

Auf Grund der Resultate vorgenannter Versuche scheint die Annahme berechtigt, daß der Reiz der Plasmolyse für die Adventivsprossung rein physikalischer und nicht chemischer Natur ist, und daß Verschiedenheit der zur Plasmolyse benutzten, chemischen Substanzen keine Rolle spielt. Denn gleichmäßig wachsen die Zellen aus, wenn sie durch ganz verschiedene, hypertonische Lösungen plasmolysiert werden, so lange diese nicht giftig wirken.

Dieses Verhalten scheint dafür zu sprechen, daß der Vorgang hauptsächlich physikalisch ist, d. h. in der Entnahme von Wasser aus der Zelle besteht. Wenn dies richtig wäre, müßten die Prothallien, welche bei starker Transpiration ihren Wassergehalt zum großen Teil verloren haben, auch die Adventivsprossung zeigen. Zur Nachprüfung dieser Folgerung hatte ich die Prothallien von Athyrium Filix femina und Balantium antarcticum in trockener Luft gelassen. Nach 10 Minuten waren die Zellen ihres Turgors beraubt, aber die Kontraktion fand nicht statt. Dann brachte ich dieselben, wie früher, in Knop'sche Lösungen. Aber diese Behandlung wirkte durchaus nicht als Reiz für adventives Wachstum, denn die Zellen wuchsen nicht aus. Weiterhin hatte ich die Prothallien von Athyrium Filix femina, welche auf Moorboden kultiviert worden waren, 2 Tage lang starkem Licht und Trockenheit ausgesetzt, so daß alle Prothallien stark ausgetrocknet waren, jedoch ohne Plasmolyse zu zeigen. Dann brachte ich sie in Knop'sche Lösung; aber auch hier wurde keine Adventivsprossung gebildet, obwohl sie sehr gut wuchsen.

Man beobachtet manchmal, daß in gewöhnlichen Kulturen bei Verletzung die Nachbarzellen adventives Wachstum zeigen. Es war die Möglichkeit vorhanden, daß einige Zellen der Prothallien beim Plasmolysieren absterben, und daß die Überlebenden in ähnlicher Weise wie bei mechanischer Verletzung zu Adventivwachstum angeregt werden.

Um diese Vermutung zu prüfen, habe ich die Prothallien von Balantium mit einer feinen Nadel vielfach angestochen, so daß verschiedene Teile des Prothalliums mechanisch verletzt wurden. Die behandelten Prothallien wurden in 0,5 % Knop kultiviert, aber das Resultat war negativ. Wohl ging das Wachstum üppig vor sich und die Nachbarzellen suchten die durch die Verletzung hervorgerufene Verwundung nach und nach zu schließen, aber keine Adventivsprosse wuchsen aus den Nachbarzellen der Verletzungsstelle hervor.

Aus diesen negativen Ergebnissen muß man folgern, daß die Plasmolyse nicht nur rein physikalisch durch Entzug des Wassers wirkt,

sondern wohl auch auf das Protoplasma einen besonderen Einfluß haben kann. Nach unserer heutigen Kenntnis (Küster 1908) können dikotyle Pflanzen und Farne nach der Plasmolyse keine neue Membran mehr bilden bis auf wenige Ausnahmen. So hat Klebs (1888) festgestellt, daß bei Prothallien von Gymnogramme, Blättern von Funaria und Elodea in 16—20%iger Rohrzuckerlösung nach der Plasmolyse eine neue Zellhaut gebildet wurde, aber bei den Prothallien von Ceratopteris, Blättern von Vallisneria und von Lemna konnte er sie nicht erhalten. Er sagt im Anschluß daran: „Überhaupt hängt auch die Neubildung von spezifischen Eigentümlichkeiten ab. So entstand an den plasmolytischen Zellen der Prothallien von Gymnogramme spec. die Zellhaut sehr schnell und allgemein, während bisher vergeblich die Versuche mit den Prothallien von Blechnum spec., Ceratopteris thalictroides sich erwiesen, bei welch' letzteren in 20%igem Rohrzucker und 0,05%igem chromsauren Kali sich einige Zellen 4 Wochen lebend erhielten" (pag. 504).

Aus meinen Versuchen an den obengenannten Formen geht hervor, daß die Zellen wieder in lebhafte Teilung überzugehen vermögen, nachdem die Plasmolyse wieder rückgängig gemacht worden ist. So konnten die Zellen von Athyrium Filix femina, die 187 Stunden in normaler Zuckerlösung geblieben waren, nach Überführung in 0,5% Knop lebhaft Adventivsprosse bilden.

Eine zur Erklärung dieser Erscheinung brauchbare Ansicht hat bereits Klebs (1888) gegeben. Nach ihm tritt im Wachstum der Zelle ein Stillstand deshalb ein, weil „die Zunahme des Zellsaftes bei der Vergrößerung der Zelle im Verhältnis zu dem immer dünner werdenden Plasmabeleg Bedingungen schafft, die die gesamte Lebenstätigkeit mehr und mehr einschränken" und weil „im Zellsaft sich allmählich schädliche Stoffwechselprodukte ansammeln, die den weiteren Stoffwechsel hemmen" (pag. 188). „Man kann sie — Klebs meint die ausgewachsenen Zellen — mit Hilfe der Plasmolyse in einzelne kernhaltige Stücke zerlegen; bisher war es nicht möglich, diese zu einem neuen Wachstum zu bringen" (pag. 168).

Wir sehen nun, daß plasmolysierte Zellen, wenn sie in normale Lösung übergeführt wurden, gerade lebhaftes Wachstum zeigten. Durch die Plasmolyse war also der im normalen Leben hemmende Faktor beseitigt. Würde diese Hemmung nach der Auffassung von Klebs in der Ansammlung von Stoffwechselprodukten bestehen, so müßte man folgern, daß die Stoffe entweder durch die Plasmolyse herausgetreten seien oder

daß die Konzentration des Zellsafts in eine unschädliche Form umgewandelt worden sei. Es könnte auch etwas Anderes entscheidender sein, wie Klebs jetzt vermutet. Die Zellen im normalen Prothallium stehen wahrscheinlich durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung, die älteren Zellen werden durch die jungen, wachsenden Zellen in ihrem Weiterwachsen gehemmt [1]). Nach der Plasmolyse ist die direkte Verbindung durch die Plasmodesmen gelöst, die älteren Zellen können von neuem das Wachstum aufnehmen.

## III. Über die Keimung der Sporen im Dunkeln und das Wachstum des Prothalliums.

### A. Historisch.

Die Notwendigkeit des Lichtes für die Keimung der Sporen wurde zum ersten Male von Borodin (1868) untersucht. Er stellte fest, daß bei den Sporen von Aneimia, Allosorus, Aspidium, Polypodium, Phegopteris und Asplenium unter Lichtabschluß keine Keimung zu erfolgen vermag. Weitere Untersuchungen von Goeppert (1870), Schmidt (1870), Kny (1872), Schelting (1875), Arcangeli (1876), Leitgeb (1876), Sadebeck (1877), Beck (1878), Woronew (1894), Burgerstein (1901), Schulz (1902), Treboux (1905), Laage (1906), Life (1907) und Boodle (1908) stellten dagegen einstimmig die Tatsache fest, daß das Licht nicht immer notwendig ist. Ihre Untersuchungen lehren uns, daß die Keimfähigkeit im Dunkeln von den spezifischen Eigenschaften der Spezies und den besonderen, äußeren Bedingungen abhängig ist. Unter den 36 Arten, welche von den genannten Forschern untersucht wurden, waren 16 im Dunkeln keimfähig, 18 dagegen nicht und von den 2 letzten wurden von den verschiedenen Forschern gegenteilige Resultate angegeben.

Woronew (1894) beobachtete, daß „das Licht für das Keimen der Sporen unbedingt notwendig“ ist. Höhere Temperatur vermag es nicht zu ersetzen. Sporen (von Aneimia), die in Nährflüssigkeit bei höherer Temperatur (28° C) längere Zeit im Dunkeln verweilt hatten, keimten im Licht langsamer als die bei niedriger Temperatur gehaltenen. Die Sporen von Pilularia und Marsilia dagegen keimten rasch in der Dunkelheit, wobei in den weiblichen Vorkeimen sogar Chlorophyll erzeugt wurde. Die Weiterentwicklung geht anfänglich im Dunkeln rascher vor sich als im Licht, besonders bei Gymnogramme, aber nach Bildung von drei oder noch weniger Zellen hört das Wachs-

1) Vgl. auch Goebel (1896), pag. 470 ff.

tum der Keime auf. Heald (1898) stellte fest, daß höhere Temperatur bei der Keimung in Dunkelheit eine wichtige Rolle spielt; denn bei gewöhnlicher Temperatur konnte die Keimung in Dunkelheit nicht stattfinden. Weiter fand er, daß das Vorhandensein organischer Stoffe für die Keimung in Dunkelheit notwendig ist. Unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. bei gewöhnlicher Temperatur und anorganischer Ernährung sind weder Moos- noch Farnsporen in völliger Dunkelheit zu keimen imstande. Moossporen keimen im Dunkeln (wie schon Goebel gefunden hatte), in einer Lösung von Traubenzucker und häufig, wenn auch schlecht, in Peptonlösung.

Jedenfalls konnte Laage (1906) die Resultate Heald's nicht wiedererhalten. Höhere Temperatur (25—30° C) wirkt auf die Keimung sämtlicher von ihm untersuchten Polypodiaceen in völliger Dunkelheit nachteilig ein. Bei 30° C hat er bei Pteris aquilina, Aspidium Filix mas und bei Polypodium Dryopteris eine Verhinderung, bei Balantium antarcticum wenigstens eine Verlangsamung der Keimung beobachtet.

Life (1907) sah, daß auch bei höherer Temperatur (30—33°.C) die Sporen von Aneimia phyllitidis, Dicksonia apiifolia, Alsophila pruinata, Gymnogramme calomelanos und Mertensii, die auf Lauberde sowie in Knop'scher Nährlösung ausgesät worden waren, nicht keimen konnten.

Nach Laage (1906) ist die Keimung im Licht und in der Dunkelheit zwar von der osmotischen Wirkung der einzelnen, chemischen Substanzen etwas abhängig, wird aber besonders vom chemischen Charakter der einzelnen Agentien beeinflußt. Kohlehydrate und besonders Glukose haben auf keine der untersuchten Arten eine sonderlich fördernde Wirkung. Er fand weiter, daß auch die üblichen, chemischen Reizmittel — $Fe_2Cl_6$ und $FeSO_4$ in stark verdünnter Lösung (0,001 %), Fe- und Ca-Wasser — nicht imstande sind, die nach seinen Erfahrungen im Dunkeln nicht keimfähigen Arten (Alsophila australis, Asplenium lucidum und Polypodium aureum) zum Keimen zu bringen. Ebenso beobachtete er, daß sich eine auffallende Steigerung im Wachstum bei der Entwicklung der Keimpflanzen aus den Sporen sowohl bei Osmunda als auch bei den meisten übrigen Farnarten durch Zusatz gewisser organischer Eisensalze: Ferr. Ammoniumcitrat, Ferr. Kaliumtartrat und Ferr. Natriumtartrat erzielen läßt. Die folgende Tabelle gibt eine Zusammenfassung der Resultate der verschiedenen Forscher über Sporenkeimung im Dunkeln.

**Tabelle X.**

| Sporen von | Keimung im Dunkeln | Forscher | Jahr | Bemerkungen (Temperatur) |
|---|---|---|---|---|
| **Filicales.** | | | | |
| Cyatheaceae. | | | | |
| 1. Balantium antarcticum | nicht | Laage | 1906 | |
| 2. Alsophila Loddigesii | Keimung | Heald | 1898 | 32° C |
| 3. „ australis | nicht | Laage | 1906 | |
| 4. „ pruinata | „ | Life | 1907 | 30—33° C |
| 5. Dicksonia apiifolia | „ | „ | 1907 | |
| Polypodiaceae. | | | | |
| 6. Allosorus sagittatus | „ | Borodin | 1868 | |
| 7. Aspidium spinulosum | „ | „ | 1868 | |
| „ „ | „ | Laage | 1907 | |
| 8. „ violascens | „ | Schmidt | 1870 | |
| 9. „ Filix mas | „ | „ | 1870 | |
| „ „ „ | Keimung | Schelting | 1875 | hohe Temperatur |
| „ „ „ | „ | Laage | 1906 | |
| 10. „ falcatum | „ | Schelting | 1875 | |
| 11. „ aculeatum | nicht | Laage | 1906 | |
| 12. Asplenium lasiopteris | „ | Borodin | 1868 | |
| 13. „ molle | „ | „ | 1868 | |
| 14. „ lucidum | „ | Laage | 1906 | |
| 15. „ spec.? | „ | Borodin | 1868 | |
| 16. Pteris aquilina | Keimung | Schelting | 1875 | |
| „ „ | „ | Laage | 1906 | sehr gut |
| 17. „ cretica | „ | „ | 1906 | |
| 18. Polypodium aureum | nicht | „ | 1906 | |
| 19. „ Dryopteris | Keimung | „ | 1906 | |
| 20. „ repens | nicht | Borodin | 1868 | |
| 21. Gymnogramme chrysophylla | „ | Schulz | 1901 | 30—35° C |
| 22. „ calomelanos Mertensii | Keimung | Life | 1907 | 30—33°, Knop 0,5% Blatterde |
| 23. Scolopendrium officin. | „ | Laage | 1906 | geringer |
| 24. „ vulgare | nicht | Beck | 1878 | |
| 25. Phegopteris effusa | „ | Borodin | 1868 | |
| Parkeriaceae. | | | | |
| 26. Ceratopteris thalictroides | Keimung | Heald | 1898 | 32° C |
| „ „ | „ | Schulz | 1902 | 30—35° C |
| Schizaeaceae. | | | | |
| 27. Aneimia phyllitides | nicht | Borodin | 1868 | |
| „ „ | Keimung | Schelting | 1875 | Temperat. höher als Zimmer |
| „ „ | nicht | Schulz | 1902 | 30—35° C |
| „ „ | „ | Life | 1907 | auf Blatterde |
| „ „ | „ | „ | 1907 | 30—33° C |
| Osmundaceae. | | | | |
| 28. Todea Fraseri | Keimung | Boodle | 1908 | 16—21° C |
| 29. Osmunda regalis | „ | Kny | 1872 | |
| „ „ | „ | Laage | 1906 | |

**Tabelle X** (Fortsetzung).

| Sporen von | Keimung im Dunkeln | Forscher | Jahr | Bemerkungen (Temperatur) |
|---|---|---|---|---|
| 30. Osmunda gracilis . . . . | Keimung | Kny | 1872 | |
| 31. „ spec. ? . . . . | „ | Goeppert | 1869 | |
| Marsiliaceae. | | | | |
| 32. Marsilia spec. ? . . . . | „ | Woronew | 1894 | |
| 33. Pilularia „ . . . . | „ | „ | 1894 | |
| „ „ . . . . | „ | Arcangeli | 1876 | |
| Ophioglossaceae | | | | |
| 34. Botrychium spec. ? . . . | „ | Hofmeister | 1901 | |
| **Equisetales.** | | | | |
| Equisetaceae. | | | | |
| 35. Equisetum spec. ? . . . | „ | Sadebeck | 1877 | |
| 36. „ arvense . . . | „ | Heald | 1898 | |
| **Bryophyta.** | | | | |
| Musci. | | | | |
| Funaria hygrometrica . . | „ | Goebel | 1896 | organ.Ernährung (auch auf Agar ohne org. Stoffe) |
| „ „ . . | „ | Heald | 1898 | hohe Temperatur organ.Ernährung |
| „ „ . . | „ | Treboux | 1905 | |
| Ceratodon purpureus . . | „ | „ | 1905 | |
| Physcomitrium pyriforme | „ | „ | 1905 | |
| Webera nutans . . . . . | „ | „ | 1905 | |
| Brachythecium rutabulum | „ | Heald | 1898 | do. |
| Bryum argenteum . . . | „ | Treboux | 1905 | |
| „ intermedium . . . | „ | „ | 1905 | |
| „ pseudotriquetrum . | „ | „ | 1905 | |
| „ pallens . . . . . | „ | „ | 1905 | |
| „ alpinum . . . . . | „ | „ | 1905 | |
| „ pendulum . . . . | „ | Heald | 1898 | do. |
| „ caespititium . . . | „ | Treboux | 1905 | |
| „ spec. ? . . . . . | „ | „ | 1905 | |
| Plagiobryum Zierii ? . . | „ | „ | 1905 | |
| Polytrichum commune . . | „ | „ | 1905 | |
| „ strictum . . | „ | „ | 1905 | |
| „ juniperinum | „ | „ | 1905 | |
| Amblystegium subtile . . | „ | „ | 1905 | |
| Dicranum undulatum . . | „ | „ | 1905 | |
| „ cerviculata . . | „ | „ | 1905 | |
| Sphagnum spec. ? . . . . | „ | „ | 1905 | |
| Mnium cuspidatum . . . | „ | Heald | 1898 | do. |
| Hepaticae. | | | | |
| Marchantia polymorpha . | „ | Treboux | 1905 | |
| Pellia epiphylla . . . . | nicht | „ | 1905 | |
| Reboulia hemisphaerica . | „ | „ | 1905 | |

### B. Eigene Untersuchungen.

Die Sporen von folgenden Arten wurden in Knop'sche Lösung (0,5 %) und auf Agar-Agar-Boden mit Sachs'scher Nährlösung (0,5 %) ausgesät. Die Kulturen von Knop'scher Nährlösung wurden bei gewöhnlicher Temperatur (Zimmertemperatur ungefähr 15° C) und die Agar-Bodenkulturen bei höherer Temperatur (25—27° C) kultiviert:

Polypodiaceae.

Adiantum tenerum
„ fulvum
Adiantum peruvianum
„ macrophyllum
Nephrodium Molle
Asplenium bulbiferum
„ Belangeri
Polypodium aureum
Woodwardia radicans
Nephrolepis davallioides
„ exaltata
„ Piersoni

Cyatheaceae.

Cibotium Schiedei
Balantium antarcticum.

Diese Kulturen blieben in völliger Dunkelheit und wurden erst nach 87 Tagen wieder ins Licht gebracht. Während dieser Zeit hatten die Sporen nicht gekeimt; aber schon 10 Tage nach Überführung in Licht begannen Nephrolepis und Woodwardia in Knop bei gewöhnlicher Temperatur und alle Arten auf Agarboden bei hoher Temperatur zu keimen. Nach 26 Tagen hatten in Knop'scher Lösung auch die Sporen von Adiantum fulvum, Nephrolepis Piersoni, Nephr. exaltata, Woodwardia radicans, Cibotium Schiedei, Balantium antarcticum, und nach 35 Tagen von Adiantum Belangeri, Ad. macrophyllum und Nephrolepis davallioides gekeimt. Die Sporen von Ad. peruvianum keimten dagegen erst nach 46 Tagen, und an demselben Tage war noch keine Keimung bei Ad. tenerum, Aspl. bulbiferum und bei Pol. aureum eingetreten.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Sporen in Knop'scher Lösung abgestorben waren, und zwar deshalb, weil die Atmung sehr schlecht ist. Dagegen findet regelmäßig die Keimung auf dem Agarboden viel besser statt, da hier die Sporen den Sauerstoff von der Luft bekommen, so daß sich die Keimfähigkeit bei diesen Sporen erhalten kann.

Die Sporen von Aspidium Filix mas und von Ad. fulvum konnten unter Lichtabschluß weder in organischen noch anorganischen Nährlösungen keimen. Sporen dieser Arten wurden in 0,5% ige Lösung von Pepton, Asparagin und Knop bei 22—25° C ausgesät. Noch nach 43 Tagen war kein Auskeimen der Sporen erfolgt. Sporen von Ceratopteris thalictroides dagegen keimten, obwohl denselben Bedingungen ausgesetzt, schon nach 27 Tagen in organischen und anorganischen Nährlösungen und bildeten lange fadenförmige Prothallien (vgl. I. Teil, pag. 289—290).

### C. Das Wachstum in den verschiedenen Nährlösungen.

Der Einfluß der verschiedenen Nährlösungen von:

| Knop | Sachs | Molisch |
|---|---|---|
| 4 Teile $Ca(NO_3)_2$ | 1,0 g $KNO_3$ | 250 g $H_2O$ |
| 1 Teil $KH_2PO_4$ | 0,5 g NaCl | 0,2 g $(NH_4)_2HPO_4$ |
| 1 „ $KNO_3$ | 0,5 g $CaSO_4$ | 0,1 g $KH_2PO_4$ |
| 1 „ $MgSO_4$ | 0,5 g $MgSO_4$ | 0,1 g $MgSO_4$ |
| | 0,5 g $Ca_3(PO_4)_2$ | 0,1 g $CaSO_4$ |
| (Küster, pag. 102) | Spur Eisenchlorid auf 1000 g Wasser | Spur Eisenvitriol (Ferrosulfat), 2 Tropfen einer 1 %igen Lösung |

auf das Wachstum wurde bei den Sporen von Asp. Filix mas, Alsoph. australis, Aspl. Nidus, Balantium antarcticum und Nephr. davallioides untersucht. Die Konzentration dieser Nährlösungen war 0,5 %. Die Lösungen von Knop und Molisch gaben mit Lakmus schwach sauere, die Sachs'sche neutrale Reaktion.

Man findet, daß die verschiedenen Nährlösungen nur einen sehr geringen Unterschied erzielen, mit Ausnahme von Balantium, welches in Molisch's Lösung die ersten Stadien seines Wachstums schneller durchläuft. Bei Aspl. Nidus besteht kein Unterschied zwischen Molisch und Knop, aber Sachs ist nicht ebensogut als die anderen. Bei Aspl. Filix mas ist Knop am besten und Sachs kommt zunächst; bei Alsoph. australis ist das beste Wachstum in Molisch, dann kommt Knop; bei Nephrolepis gibt es keinen merkbaren Unterschied in allen drei Lösungen. So sieht man, daß die verschiedenen Arten in verschiedenen Nährlösungen verschieden gut gedeihen. Aber dieser Unterschied ist sehr gering und spielt keine wichtige Rolle. Später wachsen die Prothallien sehr langsam und man kann keinen wichtigen Unterschied zwischen den verschiedenen Nährlösungen beobachten.

Die Sporen, welche auf Torf oder Moorboden ausgesät wurden, brauchten lange Zeit für die Keimung, aber sie erreichten schneller das Stadium, in dem ein Meristem und die Geschlechtsorgane gebildet werden. Die Keime in den Nährlösungen bleiben dagegen sehr lange im Jugendstadium und neigen sehr zu schuppenförmigem oder unregelmäßig ameristischem Wachstum. Daraus ergibt sich, daß die Differenzierung der Prothallienzellen in Nährlösung nicht so schnell erfolgt als bei Boden- oder Sandkulturen, wo das Meristem früher gebildet wird und die übrigen Zellen ihren embryonalen Zustand früher verlieren.

Einige Arten wachsen sehr leicht in Nährlösung, andere dagegen nicht. Z. B. wachsen Asp. Filix mas, Ad. tenerum, Bal. antarcticum, Alsoph. australis, Aspl. Nidus, Ceratop. thalictroides und Allosorus sagittatus sehr leicht auf der Oberfläche der Flüssigkeit. Innerhalb 10 Tagen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (15—20° C) keimen bereits die ersten vier Arten in Nährflüssigkeit, die übrigen brauchen etwas längere Zeit für die Keimung, etwa 2 Wochen. Bei Ceratopteris ist die Keimung sehr langsam (bei gewöhnlicher Temperatur). Aber bei höherer Temperatur erfolgt sie sehr schnell (innerhalb 8 Tagen) und das Wachstum der Keime geht sehr schnell vor sich.

Die Bildung der Geschlechtsorgane in der Nährlösung geht nicht Hand in Hand mit der Keimung. So ist z. B. bei den genannten Arten, mit Ausnahme von Ceratopteris, die Archegonienbildung sehr schwierig, wenn sie in Nährlösung kultiviert werden, trotzdem sie leicht darin keimen und wachsen. Dagegen ist die Keimung sehr langsam bei Gymnogramme Laucheana, während die Archegonien- und Antheridienbildung sehr leicht ist.

Die Sporen von Asp. Filix mas, Alsoph. australis keimen leicht in destilliertem [1]) Wasser. Der Prozentsatz der Keimung war über 95 und sie bildeten zwei- oder dreizellige, kleine Prothallien mit langen Rhizoiden. Stärke wurde sehr reichlich in den Chlorophyllkörnern gebildet, aber weiteres Wachstum war gehemmt. Zusatz von Nährsalzen ist bis auf Ceratopteris bei diesen Arten zum Wachstum unbedingt notwendig (vgl. Ceratopteris pag. 291).

Die jungen Prothallien können in sehr verschiedener Konzentration der Flüssigkeit leben. So vermochten junge Prothallien von Asp. Filix mas, die vorher in Knop'scher Lösung (0,5 %) kultiviert worden

1) Wie in den anderen Versuchen mit Tierkohle wiederholt destilliert, da das gewöhnliche, destillierte Wasser giftig wirkte.

waren, 4 Monate in 2,5% iger Knop'scher Lösung zu leben. Die Zellen waren sehr klein und rundlich und gelbgrün geworden. Das Wachstum des Prothalliums wurde gehemmt und keine Geschlechtsorgane, wohl aber Adventivsprosse gebildet. Die Prothallien in 2% iger Knop'scher Lösung wuchsen dagegen normal, das Chlorophyll war tiefgrün, Antheridien- und Adventivsprossenbildung hatte stattgefunden.

### D. Die Rhizoidbildung.

Deformierte Rhizoiden waren von Schwarz (1883) und Laage (1906) beobachtet worden. Laage erhielt sie bei Pteris aquilina in sehr verdünnten Lösungen (Aqua destillata) oder besonders hoher Konzentration Knop-scher Nährlösung.

In meinen Kulturen von Asp. Filix mas in 0,5% Molisch's Nährlösung traten bei gewöhnlicher Temperatur und sehr schwacher Beleuchtung 40 Tage nach der Keimung abnorme, am Ende breite oder kegelförmige Rhizoiden auf, aber nicht in Knop-scher und Sachs-scher Nährlösung.

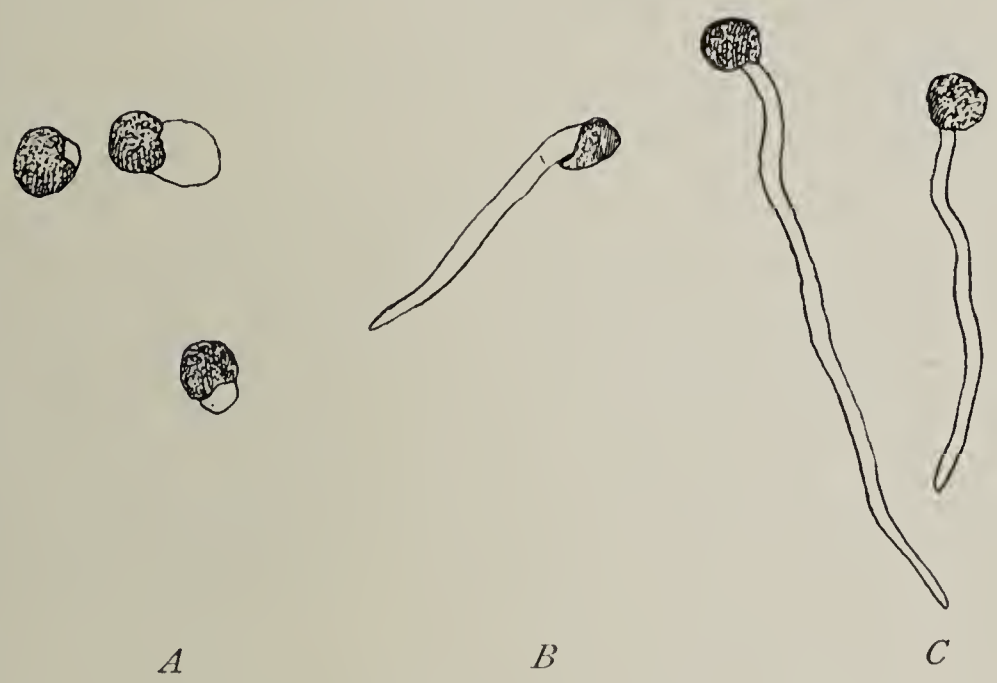



Fig. 18. Allosorus rotundifolia. Vergleich der Länge der Rhizoiden. *A* Keime in Knop 0,5%; *B* in N-Mangel; *C* in reinem Wasser. 10 Tage nach der Aussaat. Vergr. 110.

Die Keimpflanzen von Asp. Filix mas, Alsoph. australis, Aspl. Nidus und Allos. rotundifolia bildeten im destillierten Wasser sehr lange Rhizoiden, aber alle waren normal ausgebildet.

Man beobachtet die Bildung auffallend langer und zahlreicher Rhizoiden bei den Keimen in destilliertem Wasser und in N-freier Nährlösung (Fig. 18 *B* u. *C*). In den Kulturen mit Sand bei N- und P-Hunger findet man z. B. bei Gymnogramme und Asp. Nidus zahlreiche sehr lange, weiße Rhizoiden, die in dem Sand verankert sind. Den Unterschied in der Länge der Rhizoiden in den Kulturen von destilliertem Wasser, N-freier und Knop'scher Nährlösung (je 0,5%) kann man aus Fig. 18 ersehen.

Die Rhizoidenbildung bei Equisetum-Prothallien ist geringer in stärkeren Nährlösungen oder unterbleibt ganz, wogegen sie in Flußwasser eine relativ bedeutende Länge erreichen, wie Buchtien (1887) feststellte. Benecke (1903) wies darauf hin, daß bei den kleinen Brutknospen von Lunularia cruciata und bei Riccia natans massige und lange Rhizoiden in den N-freien Lösungen und in Wasser gebildet werden. Es halten Sproß und Rhizoiden in den P-freien Kulturen etwa „die Mitte zwischen vollständig ernährten und unter N-Hunger erwachsenen" Prothallien.

Schoene (1906) fand dieselbe Verlängerung der Chloronema-Rhizoiden[1]) bei Funaria hygrometrica in N-freier Nährlösung, aber eine „Hemmungsbildung" durch Erzeugung kürzerer Rhizoiden in vollständiger Nährlösung bei Bryum, Bartramia und Polytrichum. In den P-freien Nährlösungen bildete Funaria eine geringe Menge verlängertes, bei Bryum dagegen kürzeres Chloronema als in vollständiger Nährlösung.

## Ergebnisse.

1. Die Prothallien von Ceratopteris thalictroides können aus ihren Reservestoffen Antheridien bilden, Zusatz von Nährsalzen ist nicht nötig. Bei mit Tierkohle destilliertem Wasser — physiologisch ungiftig — oder N- oder P- oder Mg- oder Ca-freien Nährlösungen können sie ebenfalls Antheridien bilden; desgleichen Archegonien bei P- oder Ca- oder Mg-Mangel. Bei N-Mangel dagegen findet keine Archegonienbildung statt.

2. Das Licht ist bei Ceratopteris zur Antheridien- und Archegonienbildung unbedingt notwendig, aber nicht zur Keimung und Stärkebildung. Sind die Antheridienmutterzellen im Licht entstanden, so können sich die Antheridien selbst später im Dunkeln in normaler Weise daraus entwickeln.

3. Die Antheridien- und Archegonienbildung bei Ceratopteris ist direkt von der Konzentration der Knop'schen Nährlösung abhängig. Bei höherer Temperatur und unter schwachem Licht können sich in Knop'scher Lösung (0,01 %) keine Archegonien entwickeln, wohl aber bei etwas stärkerer Beleuchtung. In den Konzentrationen zwischen 0,5 und 0,001 % findet lebhafte Antheridienbildung bei 0,5 % Knop

---

1) Correns bezeichnet damit das mit quergestellten Scheidewänden, reichlichem Chlorophyllgehalt und unveränderten Membranen versehene, grüne Protonema. (Correns nach Schoene, pag. 278.)

statt. Bei schwächerer Konzentration wird auch die Zahl der Antheridien geringer.

4. Die Prothallien von Balantium antarcticum, Alsophila australis, Asplenium Nidus können bei N- oder P- oder Ca-Mangel keine Archegonien bilden, dagegen aber Antheridien, wenn auch in geringer Menge.

5. Zusatz von Nährlösung für Wachstum und Geschlechtsorganbildung ist im Gegensatz zu Ceratopteris notwendig für Aspidium Filix mas, Alsophila australis, Asplenium Nidus und Gymnogramme Laucheana.

6. Unter Wirkung höherer Temperatur und schwachen Lichtes bei guter Ernährung wachsen die Prothallien von Asplenium Nidus und Pteris cretica üppig, und zwar vegetativ, wodurch die Sexualorganbildung gehemmt wird.

7. Durch Apogamie kann sich Asplenium Nidus vermehren.

8. Adventivsproßbildung kann man künstlich durch Plasmolyse hervorrufen. Wenn die Prothallien von Alsophila australis, Balantium antarcticum, Asplenium Nidus, Aspidium Filix mas, Athyrium Filix femina, Adiantum tenerum und Ceratopteris thalictroides durch hypertonische Lösungen von Zucker ($C_{12}H_{22}O_{11}$, $C_6H_{12}O_6$) und von verschiedenen Mineralsalzen [NaCl, $MgSO_4$, $CaCl_2$, $KH_2PO_4$, $K_2HPO_4$, $KNO_3$, $(NH_4)NO_3$] plasmolysiert und nach der Plasmolyse in hypotonischen Nährlösungen kultiviert werden, so wachsen die plasmolysierten Zellen zu Adventivsprossen aus.

9. Als solche hypotonische Lösungen kann man verwenden: destilliertes Wasser, vollständige, N-, P-, Ca-, Mg-freie, $KNO_3$-, $KH_2PO_4$-Lösungen in Flüssigkeitskulturen sowie auf festem Agar-Agarboden.

10. Die Sporen von Adiantum tenerum, Ad. fulvum, Ad, peruvianum, Ad. macrophyllum, Asplenium bulbiferum, Aspl. Belangeri, Woodwardia radicans, Nephrolepis davallioides, Nephr. exaltata, Cibotium Schiedei und von Balantium antarcticum können im Dunkeln nicht keimen.

## Literaturverzeichnis.

Arcangeli, G. (1876), Sulla Pilularia globulifera e Salvinia natans. Nuovo Giornale botan. ital., Fasc. VIII, No. 3, pag. 336. (Botan. Jahresber., Bd. LXXVI, pag. 331.)

Bauke, H. (1876), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums bei den Cyatheaceen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. X, pag. 49—116, Taf. VII—X.

Bauke, H. (1878a), Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen. Daselbst, Bd. XI, pag. 601—650, Taf. XXXVIII—XLI.

Ders. (1878b), Zur Kenntnis der sexuellen Generation bei den Gattungen Platycerium, Lygodium und Gymnogramme. Botan. Ztg., Bd. XLVIII, pag. 752 bis 759, 768—779.

Beck, G. (1878), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Scolopendrium vulgare. Daselbst, Bd. XXXVI, pag. 780—781.

Beneck, W. (1903), Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata. Daselbst, Heft 2, pag. 19—46.

Blakeslee, A. F. (1900), Differenciation of sex in thallus Gametophyte and Sporophyte. Botan. Gazette, Bd. XLII, pag. 161.

Boodle, L. A. (1908), On the Production of Dwarf Male Prothalli in Sporongia of Todea. Ann. of Botan., Bd. XXII, pag. 231—243, Pl. XVI.

Borodin, J. (1868), Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Petersbourg, Bd. XII, pag. 432—438.

Bruchmann, H. (1904), Über das Prothallium und die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum. Botan. Ztg., Bd. LXII, pag. 227—247.

Ders. (1908), Das Prothallium von Lycopodium complanatum. Daselbst, Bd. LXVI, pag. 169—181, Textfig. 47.

Buchtien, O. (1887), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Equisetum. Bibl. Botan., Bd. VIII, pag. 49, Taf. VI.

Burgerstein (1901), Keimen Farnsporen bei Lichtabschluß? Wiener illustr. Gartenztg., 26. Jahrg., pag. 92.

Burck, W. (1875), Sur le Dével. du Prothall. des Aneimia. Arch. Neerland de sc. exact. et nat., Tome X, pag. 417—442.

Conard, H. Sh. (1908), The Structure and Life-History of the Hay-scented Fern. Carnegie Inst. of Washington Publication, No. 94, pag. 56, Taf. XXV.

de Bary, A. (1878), Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Botan. Ztg., Bd. XXXVI, pag. 449—487.

Freund, H. (1907), Neue Versuche über die Wirkungen der Außenwelt auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen. Flora, Bd. XCVIII, pag. 1—60.

Goebel, K. (1877), Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla. Botan. Ztg., No. 42—44, mit 1 Tafel.

Ders. (1896), Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. Kgl. Bayr. Akad. d. Wissensch. 1896.

Goeppert (1870), Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Schmidt, Breslau, pag. 20. (Botan. Zentralbl., Bd. LXXXVIII, pag. 105.)

Heald, F. (1898), Conditions for the Germination of Fern and Moos Spores. Botan. Gazette, Vol. XXVI, pag. 25—45.

Heilbronn, A. (1910), Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora, N. F. Bd. I, pag. 1—42. 43 Textfig.

Heim, C. (1896), Untersuchungen über Farnprothallien. Flora, Bd. LXXXII, pag. 329—372.

Janczewski, Ed. u. Rostafinski, J. (1875), Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum tunbridgense. Mémoires de la soc. nation. de sc. nat. de Cherbourg, Tome XIX.

Jonkman, H. F. (1878), Über die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen. Botan. Ztg., No. 9/10, pag. 129, Taf. V—VI.

Klebs, G. (1888), Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuchungen a. d. botan. Inst. zu Tübingen, Bd. II, pag. 489—568.

Ders. (1890), Über die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Flora, Bd. XLVIII, pag. 351—410.

Ders. (1892), Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis. Verhandl. d. naturf. Ges. Basel, Bd. X.

Ders. (1893), Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Zentralbl., Bd. XIII, pag. 641—656.

Ders. (1898), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. Sporodinia grandis. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, pag. 1—70.

Ders. (1899), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Saprolegnia mixta. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, pag. 513—593.

Ders. (1900), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. Daselbst, Bd. XXXV, pag. 80—203.

Ders. (1904), Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, pag. 8—9, 14—15, 257—267, 289—305, 444—614. Sonderabdruck Georg Thieme, Leipzig.

Ders. (1905), Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLII, pag. 155—320.

Kny, L. (1872), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter. I. Entwicklung des Vorkeimes von Osmunda regalis L. Daselbst, Bd. VIII, pag. 1—14.

Küster, E. (1907), Kultur der Mikroorganismen, pag. 1—187. Leipzig.

Ders. (1908), Aufgabe und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Progr. rei Botan., Vol. II, pag. 455—558.

Laage, A. (1906), Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Inaug.-Diss., Halle a. S., pag. 44.

Lagerberg, T. (1908), Morphologisch-biologische Bemerkungen über die Gamophyten einiger schwedischen Farne. Svensk Botan. Tidskr., Bd. II, pag. 229 bis 276.

Leitgeb, H. (1876), Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. LXXIV. (Bot. Jahresber., Bd. LXXVII, pag. 560.)

Life, A. C. (1907), Effect of Light upon the Germination of Spores and the Gametophyte of Ferns. Eighteenth ann. Report, Missouri Botan. Garden, St. Louis, pag. 109—122.

Livingston, B. E. (1900), On the Nature of the Stimulus which cause the Change of Form in Polymorphic Green Algae. Botan. Gazette, Vol. XXX, pag. 289 bis 317, Taf. XVIII.

Ders. (1901), Further Notes on the Physiology of Polymorphism in Green Algae. Daselbst, Vol. XXXII, pag. 292—302.

Mettenius (1864), Über die Hymenophyllaceen. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. VII, Nr. 2.

Osterhout, W. J. W. (1907), On the Importance of Physiologically Balanced Solutions for Plants. Botan. Gazette, Vol. XLIV, pag. 259—272.

Perrin, G. (1908), Influence des conditions extérieures sur le développement et la sexualité des Prothalles de Polypodiacées. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Tome CXLVII, pag. 433—435.

Prantl, K. (1881), Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Verteilung der Sexualorgane. Botan. Ztg., Sep.-Abdr. Leipzig.

Reed, H. Sp. (1907), The Value of Certain Nutritive Elements to the Plant Cells. Ann. of Botan., Vol. XXI, pag. 501—543.

Sadebeck, R. (1877), Über die Entwicklungsgeschichte der Prothallien und die Embryologie der Schachtelhalme. Botan. Ztg., Bd. XXXV, pag. 44—45.

Schelting, A. (1875), Einige Fragen betreffend die Entwicklungsgeschichte der Farnkräutervorkeime. Schriften d. Kais. Neuruss. Univ. in Odessa, Bd. XVII. (Botan. Jahresber., Bd. LXXV, pag. 328.)

Schmidt, P. (1870), Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Breslau.

Schoene, K. (1906), Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Flora, Bd. XCVI, pag. 276—321.

Schulz, N. (1902), Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beihefte z. botan. Zentralbl., Bd. XI, pag. 181.

Schwarz, Fr. (1883), Die Wurzelhaare der Pflanzen. Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, pag. 135—188, Taf. I.

Stephenson, B. G. (1908), Young Stage of Dicksonia and Cyathea. Transact. New Zealand. Inst., Vol. IX, pag. 1—16. (Botan. Jahresber., pag. 739.)

Treboux, G. (1905), Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XXIII, pag. 397—401.

Wigand, A. (1854), Botanische Untersuchungen.

Woronew (1894), Über den Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Entwicklung des Vorkeimes der Farne. Protokolle der Warschauer naturf. Ges. 1891/92, Nr. 7, pag. 9—12. (Botan. Jahresber., p. 176.)

Woronin, H. (1907), Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora, Bd. XCVIII, pag. 101—162.

Zacharias, E. (1887), Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Ztg., Bd. XLV, pag. 313—319, 329—337, 345—356, 361—372, 377 bis 388, Taf. IV.

Ders. (1900), Beiträge zur Kenntnis der Sexualzellen. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XIX, pag. 379—396.

Ders. (1909), Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. Progr. rei Botan., Vol. III, pag. 67—258.

# Monographische Studien an Treubia insignis Goebel.

Von **C. Grün.**

(Mit Tafel III—V und 14 Abbildungen im Text.)

## I. Vorkommen, systematische Stellung und äußere Morphologie von Treubia insignis.

Treubia insignis wurde 1886 von Goebel auf Java aufgefunden. Die ersten Standortsangaben lauten folgendermaßen[1]): „Rechts von dem nach Sindanglaja hinabführenden Wege befindet sich eine tiefe Schlucht. Geht man diesen Weg zunächst hinab und schlägt dann einen die Schlucht rechts überschreitenden Fußpfad ein, so gelangt man auf der anderen Seite des Baches leicht an den Waldrand hinauf. Dort befindet sich der oben erwähnte Standort."

Später haben andere Forscher, wie Karsten, Stahl, Treub, Schiffner, Fleischer, Ernst u. a. dieses selten schöne Lebermoos gelegentlich ihres Aufenthaltes auf Java, in der Nähe von Tjibodas, in Höhenlagen von ca. 1500—1800 m gesammelt. Lange Zeit war dies die einzige Fundstelle für Treubia. Im Laufe der Zeit liefen dann noch andere Mitteilungen über das Vorkommen von Treubia ein. Sie wurde in Tahiti, Samoa, Neuseeland und neuerdings auch in Tasmanien aufgefunden.

Ob es sich in allen diesen Fällen um die gleiche Form wie die javanische handelt, ist eine zurzeit noch nicht definitiv entschiedene Frage. Die in jüngster Zeit von Rodway[2]) auf Tasmanien aufgefundene Treubia scheint eine andere Spezies zu sein. Rodway bezeichnet sie auch, der Diagnose von Stephani folgend, als Treubia bracteata. Er schreibt hierüber in seiner kurzen Mitteilung:

„These bracts in the Tasmanian form are subquadrate, and about 2 mm long; in the Javan specimens they are shorter. In the Species

1) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Vol. IX, pag. 1 ff.

2) Rodway, L., Notes on Treubia insignis Goebel. Papers and Proc. Roy. Soc. Tasmania, pag. 62.

Hepaticarum, Stephani refers the New-Zealand form to a distinct species. T. bracteata, principally on account of the bracts bring subquadrate, longer than broad, and appressed."

Stephani faßt die von Goebel auf Neuseeland aufgefundene Treubia ebenfalls als T. bracteata auf. Goebel[1]) hat seinerzeit schon auf die wichtigsten habituellen Unterschiede zwischen dieser und der javanischen Form aufmerksam gemacht.

Ferner zeigte er, daß die Organe der asexuellen Fortpflanzung bei der neuseeländischen Form andere sind als bei Treubia insignis. Er konnte jedoch — da es ihm an Material mit Brutorganen von Treubia insignis fehlte — nicht entscheiden, ob dieser Unterschied ein konstanter oder ein mehr zufälliger sei.

Die Standortsangaben, die dem mir von Herrn Prof. Dr. A. Ernst zur Verfügung gestellten Material beigegeben waren, lauten folgendermaßen:

1. Tjibodas, Weg nach Huis ten Bosch;
2. Tjibodas, Huis ten Bosch;
3. Tjibodas, Tarawas Pandjang.

Das Material war von Herrn Prof. Ernst in der Zeit von November 1905 bis Mitte Januar 1906 gesammelt worden.

Außerdem erhielt ich durch seine Vermittlung im Herbst 1911 noch einiges Material, das Herr Dr. Ch. Bernard ebenfalls in den Wäldern ob Tjibodas gesammelt hatte.

Aus allen Angaben über das Vorkommen und die Standorte von Treubia geht hervor, daß wir in ihr ein ausgesprochen tropisches Lebermoos vor uns haben, das feuchte. schattige Standorte liebt.

Die erste zusammenfassende Diagnose über Treubia insignis wurde von Stephani[2]) gegeben. Obschon ich — aus Gründen, die an einer anderen Stelle der Arbeit zu erörtern sind — nicht in allen Punkten mit derselben einverstanden bin, sondern zur Auffassung Goebels neige, führe ich diese Diagnose der Vollständigkeit halber doch an. Sie lautet:

„Treubia insignis Goeb.

Dioica, olivacea, in plagas latas expansa. Frons usque ad 16 cm longa, 2 cm lata, in ligno putrido haustoriis arcte repens, radicellis veris nullis, simplex vel furcatim ramosa, furcis monopodialiter dispositis; costa subtus prominens, 20 cellulas crassa, in alas laterales sensim

1) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 187—190.

2) Stephani, F., Treubia insignis Goebel. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

attenuata, margine solum cellulis unistratis aedificata; alae profunde incisolobatae, lobis linguaeformibus apice rotundatis integerrimis, ob curvaturam marginum parum imbricatis foliaque fingentibus. Cellulae superficiales in sectione verticali 0,040 : 0,025 interiores 0,1 : 0,070 mm fasciculo vasorum centrali nullo. Amphigastria nulla.

Frondes antice longitudinaliter cristatae, crista humilis hinc illinc, alternatim geniculata (zickzack) angulisque lamella accessoria transversali ancta.

Flores utriusque sexus in fundo lamellarum; antheridia usque ad 20, longissime pedicellata, archegonia haud vidi. Sporogonia ignota. Java prope Tjibodas, leg. Goebel, Karsten, Stahl.

Quod configurationem frondis Symph. sinutae, similis, reliquis notis tamen optime distincta."

Ähnlich — vielleicht etwas vorsichtiger bezüglich der Blätter — lautet die Diagnose von Schiffner[1]).

Treubia insignis schließt sich in ihrem äußeren Habitus den foliosen Formen an. Sie zeigt also, wie schon Goebel (l. c. pag. 8—9) nachgewiesen hat, eine Differenzierung in Stämmchen- und Blätter. In der Stellung ihrer Sexualorgane lehnt sie sich mehr an die thallosen Formen an, ohne jedoch in der Ausbildung von Archegonien und Antheridien mit letzteren völlig übereinzustimmen. Die Auffassung von Goebel, daß Treubia insignis zu den Übergangsformen von den thallosen zu den foliosen Lebermoosen gehört, ist wohl richtig.

Treubia wächst, wie die thallosen Formen, flach dem Substrate angeschmiegt. Nur die Vegetationsspitze ist ein klein wenig aufwärts gebogen.

Die Verbindung mit dem Substrate ist eine sehr innige. Besonders an älteren Partien der Pflanze kann man dies, sowohl am fixierten wie auch am getrockneten Material, noch deutlich erkennen; denn es gelingt oft nicht, Substratpartikelchen von der Ventralseite zu entfernen, ohne eine Verletzung der unteren Epidermis herbeizuführen. Bewirkt wird diese Verbindung durch zahllose Rhizoiden, die mit bloßem Auge als weißfilziger Belag auf der Unterseite des Stämmchens zu finden sind. Sie entwickeln sich in und zu beiden Seiten der ventralen Rinne.

Es fiel mir bei der Sondierung des Materials schon auf, daß die Pflanzen, welche Sporogonien trugen, sich senkrecht unter denselben durch eine auffallend starke Ausbildung von Rhizoiden auszeichneten.

---

1) Schiffner, V., Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg, Leiden 1900, Bd. I, . 70—71.

Die Erscheinung läßt sich wohl mit der erhöhten Nahrungsstoffzufuhr zum Sporophyten in Einklang bringen.

Die Pflanze erreicht eine Länge bis zu 16 cm. Ihre Breite beträgt im Durchschnitt ca. 2 cm. Von oben betrachtet erkennt man das Stämmchen meist nicht als solches, da es von den beiderseitig sehr dicht sitzenden Blättern und den Dorsalschuppen fast verdeckt wird. Goebel (l. c. pag. 265, Fig. 165) gibt in seiner Organographie eine Abbildung, die internodienartige Bildungen erkennen läßt. Ähnliches fand ich auch in meinem Material. Diese internodienartigen Bildungen, die das Stämmchen mehr oder weniger deutlich erkennen lassen, treten meist an jüngeren und schmächtigen Pflänzchen auf. Vielfach findet man auch monopodiale Verzweigungen vor.

Die zarten Blätter besitzen eine durchschnittliche Länge von 1 cm. Ihre Breite beträgt im Durchschnitt 7—8 mm. In Ausnahmefällen sind Länge und Breite des Blattes ungefähr gleich groß. Diese Größenverhältnisse zeigen, wenn wir einen Vergleich mit anderen beblätterten Lebermoosen anstellen, daß Treubia eine derjenigen Formen ist, die die größten Blätter besitzen.

Die Blätter sitzen mit breiter Basis dem Stämmchen an, und zwar sind sie etwas schief inseriert. Infolgedessen stehen sie nicht vollkommen horizontal, sondern der vordere Teil — zur Vegetationsspitze hin — ist etwas geneigt. Er wird bei normaler Entwicklung teilweise von dem hinteren Rande des nächst jüngeren Blattes dachziegelartig bedeckt. Vereinzelt kommen Ausnahmen vor, insofern die Deckung auf ein Minimum beschränkt ist oder ganz unterbleibt. Diese Ausnahmen hindern uns jedoch nicht, mit Berechtigung von „foliae incubae“ bei Treubia insignis zu sprechen.

Das einzelne Blatt ist am äußeren Rande meist abgerundet und hier sehr zart. Nach der Anheftungsstelle zu wird es dicker. Dieser Unterschied hat seinen Grund in der verschiedenen Schichtenzahl des Blattes.

Auf der Dorsalseite des Stämmchens sieht man einen zickzackförmig verlaufenden Kamm, der seine Bildung zwei Reihen kleiner Schuppen [1]) verdankt, welche in ihrer Zahl mit derjenigen der Blätter übereinstimmen.

---

1) Die Behauptung Stephani's, daß es sich bei diesen Dorsalschuppen lediglich um Schutzvorrichtungen für die Geschlechtsorgane handle, die rudimentär würden, sobald die Ausübung dieser Funktion nicht mehr notwendig sei, ist schon von Goebel, gelegentlich seiner Mitteilungen über die neuseeländische Treubia, als unrichtig widerlegt worden. Meine Untersuchungen bestätigen ebenfalls die

Die Schuppen sind bei normaler Anlage und Ausbildung schief inseriert, etwas nach vorne geneigt und greifen auf Stämmchen und Blatt hinüber (Taf. III).

Die zickzackförmige Leiste, welche von Stephani als einheitliche Lamelle aufgefaßt wird, kommt dadurch zustande, daß jedesmal die Insertionslinie der jüngeren Schuppe zur nächst älteren hinreicht. Es handelt sich also nicht um eine einheitliche Leiste, sondern um schief verlaufende Teilstücke, die abwechselnd rechts und links von der Mediane liegen.

Die Größenunterschiede zwischen Schuppen und Blättern sind am Vegetationspunkte, wo diese dicht gedrängt stehen, geringer als an ausgewachsenen Teilen der Pflanze.

In dem Winkel, der von den Dorsalschuppen einerseits, Stämmchen und Blatt andererseits gebildet wird, sitzen die Geschlechtsorgane, Antheridien und Archegonien. Auffallenderweise waren in dem von mir untersuchten reichen Material keine Pflanzen mit Antheridien enthalten. In der Literatur fand ich Angaben über dieselben nur bei Stephani, der schreibt: „Antheridia usque ad 20, longissime pedicellata". Er gibt auch eine, allerdings sehr schematische Abbildung, aus der hervorgeht, daß die Antheridien in ihrer Stellung mit den Archegonien übereinstimmen.

Die Archegonien sind mit bloßem Auge nicht sichtbar, wohl aber mit einer starken Lupe.

Aus dem Winkel der Dorsalschuppen brechen bei fruktifizierenden Exemplaren die Sporogonien hervor. Sie bringen die etwas geneigte Schuppe zunächst in eine mehr senkrechte Stellung und bewirken schließlich noch ein Umbiegen der oberen Randpartie (Taf. III).

Das junge Sporogonium hat infolge seiner schuppig rauhen Calyptra ein erd- oder maulbeerartiges Aussehen. Durch Wachstum in der Richtung der Längsachse erfolgt zunächst eine Streckung desselben. Es geht aus der kugeligen Gestalt mehr und mehr in die keulenförmige über. Die Calyptra umhüllt den Sporophyten so lange, bis er eine Länge von ca. 1—1,5 cm erreicht hat. Dann wird sie gesprengt. Auf älteren Stadien findet man die Calyptra als röhrenförmiges Gebilde über die Schuppe herausragend. Sie umgibt den unteren Teil der zarten Seta. Dieselbe erreicht im ausgewachsenen Zustande eine

---

Ansicht Goebel's, daß Schuppen auch dann ausgebildet werden, wenn keine Geschlechtsorgane entwickelt werden. Ich fand viele Schuppen, in deren Achseln nicht die Spur von Geschlechtsorganen zu erkennen war. Sie unterschieden sich aber absolut nicht von denjenigen, die als Hüllen für Archegonien dienten.

Länge von etwa 10 cm. An ihrem Ende trägt sie die braungefärbte Sporenkapsel. Diese ist oben etwas zugespitzt, besitzt also annähernd eiförmige Gestalt.

## II. Anatomische Verhältnisse.

Bezüglich der Auffassung von Treubia insignis stelle ich mich auf den Standpunkt von Goebel (l. c. pag. 1), spreche also von „Blättern“ und „Stämmchen“. Ich behandle also in den nachfolgenden Ausführungen nacheinander:

1. die Anatomie des Stämmchens;
2. die Anatomie des Blattes und der Dorsalschuppen;
3. die Anatomie des Vegetationspunktes.

### 1. Die Anatomie des Stämmchens.

Wir wissen von den anatomischen Verhältnissen unseres Lebermooses verhältnismäßig wenig. Goebel[1]) hat sich darauf beschränkt, einige Hauptcharakteristika der Pflanze anzuführen. Etwas eingehender beschäftigt er sich in seinen Ausführungen mit der Pilzinfektion bei Treubia insignis. Meine Untersuchungsergebnisse decken sich in diesem Punkte mit denjenigen von Goebel. Sie sind der Vollständigkeit halber im nachfolgenden dennoch beschrieben.

Zum Studium der anatomischen Verhältnisse wurden Quer-, Längs- und Flächenschnitte, zum Teil mit dem Mikrotom, hergestellt. Als besonders günstige Präparate erwiesen sich mediane Längsschnitte durch $1—1^1/_2$ cm lange Stämmchenstücke mit Vegetationsspitze. Auf einem solchen Schnitt finden sich alle Gewebeschichten, die das ausgewachsene Stämmchen besitzt. Gleichzeitig haben wir in solchen Präparaten noch den Vegetationspunkt, so daß man am selben Schnitt die Beziehungen der einzelnen Schichten zum Vegetationspunkt konstatieren kann, was natürlich einen wesentlichen Vorteil bei der Untersuchung bedeutet.

Auf einem Längs- oder Querschnitt durch das dorsiventrale Stämmchen finden wir von oben nach unten folgende Schichten:

1. Die obere Epidermis; 2. das Zwischengewebe, bestehend aus dem eigentlichen interstitienlosen Gewebe, einem zentralen Strang verdickter Zellen, der stärkeführenden Schicht; 3. die untere Epidermis.

---

1) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Leiden 1891, Vol. IX, pag. 2.

Im nachfolgenden wollen wir diese Gewebeschichten im einzelnen betrachten.

Die obere Epidermis ist bei Treubia insignis fast durchweg einschichtig. Mehrschichtigkeit kommt nur selten an einzelnen Stellen vor und ist ohne Zweifel als Anomalie aufzufassen. Die obere Epidermis geht in der Hauptsache über in die Epidermis der Blätter und der Dorsalschuppen. Von einem Übergang in die untere Epidermis, also von einer einheitlichen Epidermis, kann man nur da sprechen, wo internodienartige Bildungen auftreten.

Die Zellen der oberen Epidermis schließen lückenlos aneinander. Jegliche Unterbrechung durch Spalt- oder Atemöffnungen fehlt. Sie sind von plattenförmiger Gestalt, die mehr oder weniger ausgeprägt ist. Wir sehen auf einem Längsschnitt sehr deutlich, daß die Zellen der

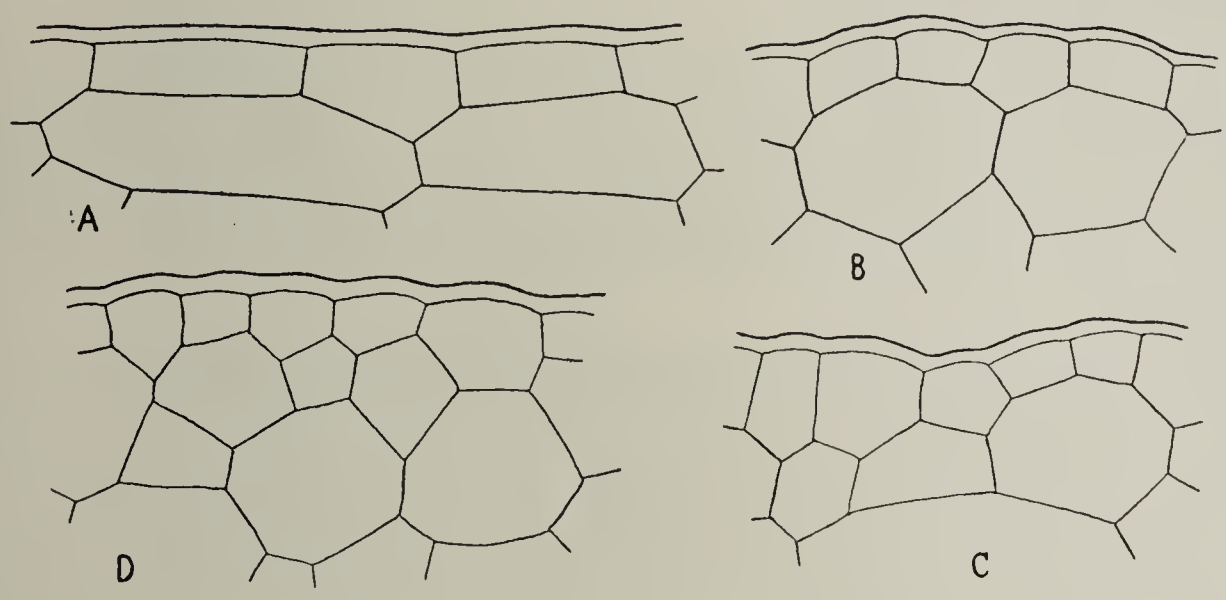



Fig. 1. Epidermispartien aus dem Stämmchen von Tr. insignis. *A* obere Epidermis im Längsschnitt, *B* im Querschnitt; *C* untere Epidermis im Längsschnitt, *D* im Querschnitt. Vergr. 234 : 1.

oberen Epidermis hinsichtlich ihres Längendurchmessers sehr variieren.

Am ausgeprägtesten ist der plattenförmige Charakter an denjenigen Partien des Stämmchens, welche zwischen zwei Schuppen liegen. Wo die Epidermis des Stämmchens in diejenige der Schuppen übergeht, werden die Zellen kürzer. Während die durchschnittliche Länge an den erstgenannten Partien 110—120 $\mu$ beträgt, konstatieren wir an letzteren nur eine solche von 75—80 $\mu$. Der Breitendurchmesser bleibt sich in allen Partien des Stämmchens mehr oder weniger gleich. Er beträgt im Durchschnitt 40—45 $\mu$.

Da den Jungermanniaceen, also auch Treubia insignis, ein besonderes Assimilationsgewebe, wie es z. B. die Marchantiaceen in ausgeprägter Weise besitzen, fehlt, wird diese Funktion in der Hauptsache von der oberen Epidermis übernommen. Man erkennt das

daran, daß sich im Protoplasma dieser Zellen zahlreiche Chlorophyllkörner von rundlicher oder ovaler Gestalt vorfinden. In ihnen läßt sich auch reichlich Assimilationsstärke in Form feiner Körnchen nachweisen. Ich zählte in einzelnen Chlorophyllkörnern 8—10 kleine Stärkekörnchen.

Nach außen findet sich bei den Zellen der oberen Epidermis eine ziemlich ausgeprägte Cuticula. Durch eine Reaktion mit Sudanglyzerin oder Chlorophyllösung kann man dieselbe leicht nachweisen und feststellen, daß sie fast überall gleichstark entwickelt ist.

Die untere Epidermis unterscheidet sich von der oberen in der Hauptsache dadurch, daß die Zellen nicht plattenförmig sind, sondern einen mehr isodiametrischen Charakter besitzen. Auch sie ist einschichtig. Ihre Zellen schließen im normalen Zustande ebenfalls lückenlos aneinander. Eine Trennung derselben findet z. B. durch eindringende Pilzfäden statt.

Die Größenverhältnisse der Zellen der unteren Epidermis sind im Durchschnitt folgende: Längendurchmesser 50—55 $\mu$, Breitendurchmesser 36—45 $\mu$. Es muß bemerkt werden, daß die untere Epidermis in allen ihren Teilen viel einheitlicher ausgebildet ist als die obere Epidermis.

Die Zellen der unteren Epidermis sind im allgemeinen weniger inhaltsreich. Besonders ist die Zahl der Chlorophyllkörner geringer; auch variiert dieselbe sehr stark in den einzelnen Zellen. Die Chlorophyllkörner liegen ziemlich gleichmäßig allen Wänden der Epidermiszellen an. Ein Aufstellen derselben an der Außenwand, wie es A. Ernst[1]) bei Dumortiera beobachtet hat, fand ich bei Treubia nicht. Wie bei der oberen Epidermis findet man auch bei der unteren eine deutlich ausgebildete Cuticula. Dieselbe ist in allen Teilen der Epidermis ziemlich gleichmäßig entwickelt. Durch die mikrochemische Reaktion kann man leicht nachweisen, daß die Cuticula die sich entwickelnden Rhizoiden noch ein Stück weit begleitet, allmählich immer schwächer wird und schließlich fast gänzlich verschwindet.

Die einzigen Anhangsgebilde der Ventralseite sind die Rhizoiden; Ventralschuppen fehlen. Die Entwicklung der Rhizoiden von Treubia insignis ist folgende (Fig. 2).

Die Initialzellen beginnen sich bald papillenartig hervorzuwölben und schlauchartig auszuwachsen. Das Plasma ist gegen die Spitze des wachsenden Rhizoides hin dichter als in den hinteren Partien, wo es

1) Ernst, A., Untersuchungen über Entwicklung, Bau und Verteilung der Infloreszenzen von Dumortiera. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Leiden 1908, Vol. VII, 2. Serie, pag. 167.

sich als Wandbelag vorfindet. Treubia insignis besitzt nur glatte Rhizoiden. Zäpfchenrhizoiden, sowie die rhizoidartigen Bildungen, welche von A. Ernst (l. c. pag. 169) bei Dumortiera festgestellt wurden, sind, wie bei anderen Jungermanniaceen, nicht vorhanden.

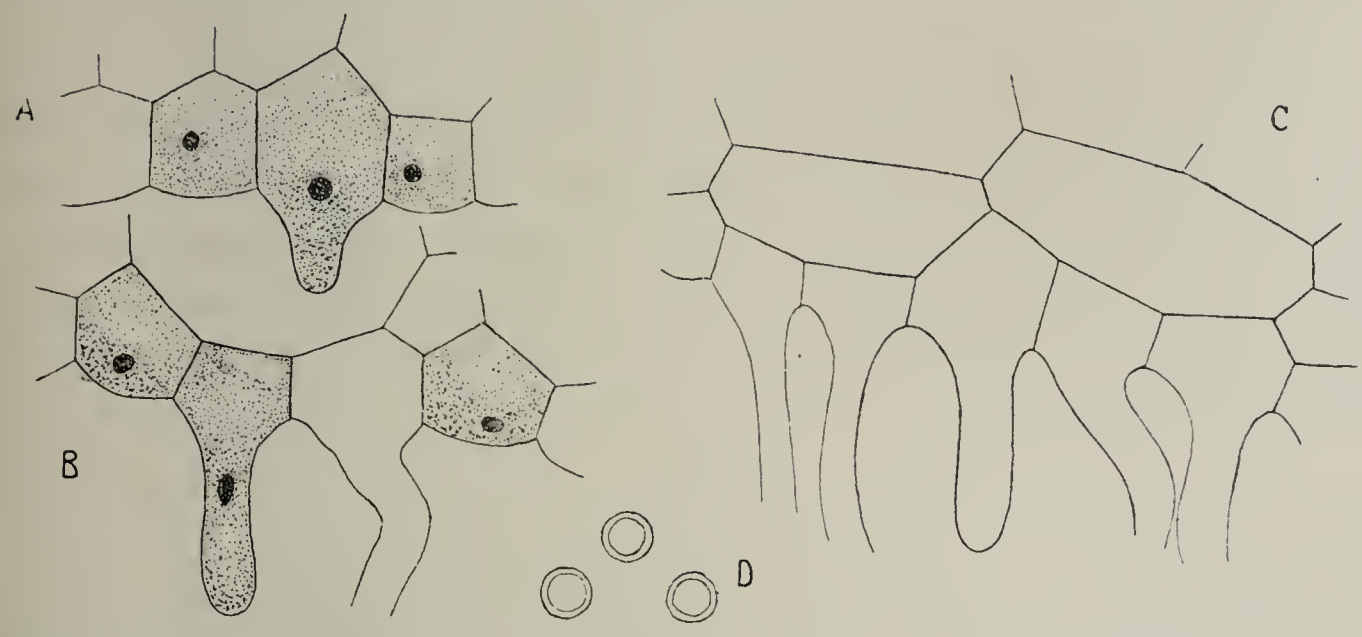



Fig. 2. Rhizoidentwicklung von Tr. insignis. *A* sich ausstülpende Initialzelle; *B* schlauchartig ausgewachsene Initialzelle (junges Rhizoid); *C* Partie der unteren Epidermis, in der alle Zellen zu Rhizoiden ausgewachsen sind; *D* Rhizoidquerschnitte. Vergr. 234 : 1.

Im ausgewachsenen Zustande stellen sich die glatten Rhizoiden als 1—2 mm lange Schläuche dar, deren Durchmesser im Durchschnitt 15 $\mu$ beträgt. Bolleter[2]) hat bei Fegatella conica darauf hingewiesen, daß die glatten Rhizoiden die Tendenz haben, sich gleich von der Pflanze wegzuwenden. Bei Treubia insignis beobachtete ich das gleiche Verhalten.

Vielfach findet man, daß die Rhizoiden an ihren Enden verzweigt sind. In der Ausbildung dieser Verzweigungsformen besteht keine Regel; es entstehen also die mannigfaltigsten Gebilde. Fig. 3 zeigt uns einige dieser Verzweigungen. In den meisten Fällen beobachtet man, daß diese Verzweigungen Substratpartikelchen umschließen. Dies erlaubt uns einen Schluß auf die physiologische Bedeutung zu ziehen. Dieselbe besteht ohne Zweifel darin, eine innigere Verbindung mit dem Substrat herzustellen. Hierdurch wird einmal eine intensivere Festheftung der Pflanze erreicht, gleichzeitig aber

Fig. 3. Endverzweigungen glatter Rhizoiden. Vergr. 127 : 1.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Botan. Beihefte. 1905. Bd XVIII, 1. Abt., pag. 334—335.

auch eine erhöhte Nahrungsstoffaufnahme ermöglicht. Bauchige oder keulenförmige Anschwellungen findet man auch des öfteren. Sie entstehen — wie die Verzweigungen — durch plötzliche Hemmung der Wachstumsrichtung. Stößt ein Rhizoid mit seiner Spitze auf ein undurchdringliches Substratpartikelchen, so schwillt es bauchig an.

Schon pag. 333 dieser Arbeit wurde darauf hingewiesen, daß die Ausbildung von Rhizoiden besonders stark an denjenigen Partien erfolgt, über denen sich ein Sporophyt entwickelt. Diese Beobachtung wurde durch die anatomische Untersuchung bestätigt. Wir konstatieren auf dem Längs- und Querschnitt durch eine solche Stämmchenpartie, daß fast alle Zellen der unteren Epidermis zu Initialen für Rhizoiden geworden sind (Fig. 2 *C*).

Das Gewebe, welches zwischen oberer und unterer Epidermis liegt, bezeichnen wir zusammenfassend als Zwischengewebe. Die Zahl seiner Zellschichten schwankt zwischen 20 und 30. Es ist nicht in allen Teilen des Stämmchens vollkommen gleichartig ausgebildet.

Unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt findet man noch keine metaplastische Veränderung der Zellen. Das gesamte Zwischengewebe besteht hier aus völlig gleichartigen, polygonalen Zellen. Eine Veränderung derselben findet sich erst in älteren Partien des Stämmchens. Die erste Modifikation besteht darin, daß die Zellen mit der Vergrößerung eine Streckung in der Richtung der Längsachse erfahren.

Die Änderung erfolgt aber nicht gleichmäßig in allen Partien des Zwischengewebes. Man konstatiert vielmehr, daß sich in demselben zwei Hälften herausdifferenzieren. Die Zellen der oberen Hälfte nehmen sehr rasch an Größe zu und entwickeln sich zum eigentlichen interstitienlosen Gewebe. Sie sind fast inhaltsleer, arm an Chlorophyllkörnern und bedeutend länger als breit. Je weiter sie vom Vegetationspunkt entfernt liegen, desto mehr verschwindet der protoplasmatische Inhalt mit dem Kern. Chlorophyllkörner finden sich meist nur in den Schichten, die der oberen Epidermis genähert sind. Es ist also anzunehmen, daß diese Schichten noch in geringem Maße an der Assimilation beteiligt sind.

Von diesem oberen Gewebekomplex unterscheidet sich der untere zunächst deutlich durch seine viel kleineren Zellen. Die hauptsächlichsten Veränderungen erfährt dieser Gewebekomplex. Aus ihm differenziert sich die stärkeführende Schicht und der kleinzellige zentrale Strang. In ihm finden wir ferner die verpilzten Zellen, auf die später einzugehen ist.

Verfolgen wir in erster Linie die Entwicklung der Stärkeschicht, die bei Treubia insignis ein besonderes Speicherungsgewebe darstellt.

Die Lagerung derselben im Gewebe des Stämmchens erkennen wir deutlich auf einem Querschnitt. Wir können hier feststellen, daß sich die Stärkeschicht unmittelbar über der ventralen Rinne befindet. Sie besteht aus etwa 4—10 Zellschichten und reicht bis an den Vegetationspunkt heran. In den jüngeren Teilen dieser Schicht findet man die Stärke meist in Form von zahlreichen Einzelkörnern. Weiter zurückgehend erfolgt dann ein klumpenartiges Zusammenballen der Körner zu größeren oder kleineren Konglomeraten. In der Übergangszone zeigt die Jodreaktion neben größeren Klumpen noch zahlreiche freie Stärkekörner. Die Zahl der Stärkekugeln variiert sehr in den einzelnen Zellen. In

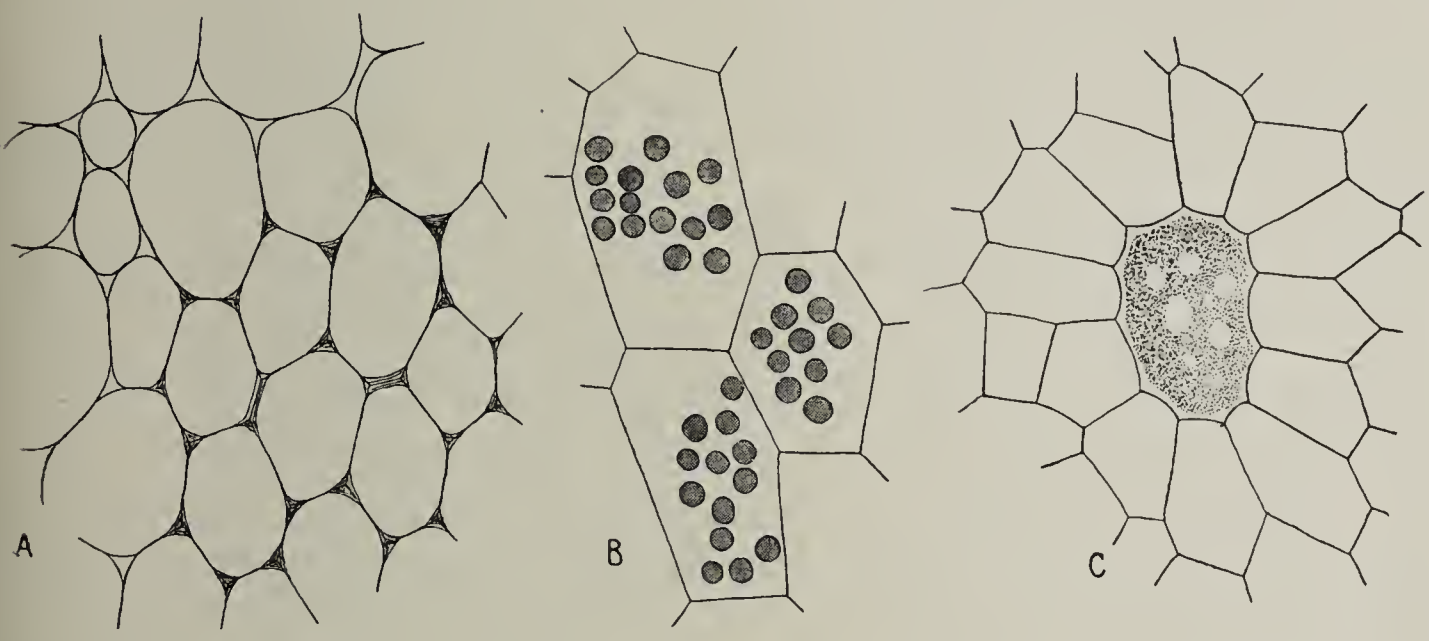



Fig. 4. Anatomie des Stämmchens. *A* zentraler Strang mit englumigen, verdickten Zellen; *B* einige Zellen aus der stärkeführenden Schicht; *C* Ölkörperzelle mit rosettenartig angeordneten Nachbarzellen. Vergr. 234 : 1.

Fig. 4 *B* sind einige mit Stärke gefüllte Zellen zur Abbildung gebracht. Dieselben stammen aus dem typisch ausgebildeten Speichergewebe.

Zentral gelagert, fast in der Mitte des Stämmchens, findet man auf Quer- und Längsschnitten einen Strang kleiner, verdickter Zellen. Dieselben sind vollkommen inhaltslos und weisen typische Eckenverdickungen auf, in denen der Verlauf der Mittellamelle zu erkennen ist (Fig. 4 *A*). Gegen den Scheitel hin geht dieser Strang über in die meristematischen Gewebe der Vegetationsspitze. Er hebt sich deutlich von den Nachbargeweben ab. Von dem nach oben folgenden interstitienlosen Gewebe unterscheidet er sich durch seine viel kleineren Zellen. Aber auch von dem seitlich und nach unten anschließenden Gewebe kann man ihn gut unterscheiden. Seine Zellen

sind typisch eckig, während diejenigen des Nachbargewebes mehr oder weniger abgerundet sind.

Ferner beobachtet man, daß die Zellwände dieses Stranges stets straff gespannt sind. Sie zeigen keine Spur von Schrumpfung, die im Nachbargewebe ziemlich stark ausgeprägt ist. Alle diese Momente lassen erkennen, daß wir es mit einem Gewebestrang von ziemlich resistenten Zellen zu tun haben, dessen Bedeutung darin besteht, dem Stämmchen eine gewisse mechanische Festigung zu geben. Sein Vorhandensein wird man erklärlich finden, wenn man feststellt, daß Treubia anderweitige Verdickungen, wie sie z. B. in älteren Partien des interstitienlosen Gewebes von Marchantiaceen vorhanden sind, fehlen. Vielleicht handelt es sich um eine ähnliche Bildung wie bei Blyttia, wo ja auch ein zentraler Strang enger Sklerenchymfasern vorhanden ist.

Wie die meisten Lebermoose, ist auch Treubia insignis durch das Vorhandensein von Ölkörpern ausgezeichnet. Dieselben findet man in fast allen Teilen der Pflanze. In jugendlichen, in der Entwicklung begriffenen Partien, wie z. B. am Vegetationspunkt, in der jungen Calyptra und im Sporogoniumstiel, finden sich Öltröpfchen in den einzelnen Zellen vor. In älteren, ausgewachsenen Teilen der Pflanze dagegen findet man besondere Ölkörperzellen, die sich durch ihre Gestalt und ihren Inhalt von den übrigen Zellen unterscheiden.

Über die chemische Natur der Ölkörper gehen die Ansichten der in Frage kommenden Forscher noch auseinander. An die Beobachtungen von Holle [1]), der die Ölkörper als ein Gemenge von ätherischem Öl und Harz deutete, schlossen sich die Untersuchungen von Pfeffer [2]), Küster [3]) und Lohmann [4]) an. Die drei letztgenannten Forscher kamen auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Resultat, daß es sich bei den Ölkörpern um ein Exkret handelt. Ist dies einmal in den hierzu bestimmten Zellen abgelagert, so findet es keine weitere Verwendung mehr im Stoffwechsel der Pflanze.

Pfeffer behauptet, die Ölkörper beständen in der Hauptsache aus fetten Ölen, denen geringe Mengen von Proteinstoffen und Wasser

---

1) Holle, H. G., Über die Zellenbläschen der Lebermoose. Leop. Carol. Akad. 1856, pag. 11.

2) Pfeffer, W., Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874, Bd. LVII, Nr. 1—3, pag. 41.

3) v. Küster, E., Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaioplasten. Diss., Basel 1894.

4) Lohmann, C. E. J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 246.

beigemengt seien. Dieser Auffassung steht diejenige gegenüber, die von Lohmann und Müller [1]) vertreten wird. Sie glauben festgestellt zu haben, daß die Ölkörper in der Mehrheit aus schwerflüchtigen, ätherischen Ölen bestehen, die ein Gemenge aus Terpenen, Terpenalkoholen und Sesquiterpenalkoholen darstellen. Müller hat für die Jungermanniaceen, zu denen ja auch Treubia insignis gehört, den Gehalt der Ölkörper an ätherischen Ölen festgestellt. Im allgemeinen fand er bei den Vertretern dieser Familie 1 %.

Über die Entstehung der Ölkörper bei den Jungermanniaceen orientieren uns die Untersuchungen von Garjeanne [2]). Er fand, daß die Ölkörperzellen schon in ganz jungen Blattzellen in Form kleiner Vakuolen im Protoplasma angelegt werden. Anfangs sollen sie noch teilungsfähig sein, später aber unverändert bleiben.

Über die Funktion der Ölkörperzellen als Sekretionssammelzellen deutet auch ihre anatomische Lagerung im Gewebe von Stämmchen und Blatt. Man beobachtet im Gewebe unserer Pflanze, daß jedesmal eine Ölkörperzelle, die sich schon durch ihre Größe von den übrigen abhebt, umgeben ist von rosettenartig angeordneten Zellen, die mit ihrer schmalen Seite an die Ölkörperzelle anstoßen (Fig. 4 *C*). Das erweckt den Eindruck, als seien diese Zellen besondere Zuleitungszellen, deren Funktion darin besteht, die aus dem benachbarten Gewebe ausgeschiedenen Sekretionsprodukte in die zur Aufnahme derselben bestimmten Zellen hinzuleiten. Für die Lebermoose hat u. a. Bolleter auf diese eigentümliche Anordnung der den Ölkörper umgebenden Zellen bei Fegatella conica hingewiesen.

In biologischer Hinsicht sind die Ölkörper als Schutzmittel gegen Tierfraß von Bedeutung. Der Nachweis hierfür ist durch die Untersuchungen von Stahl [3]), Bolleter [4]) und Lohmann [5]) erbracht worden. Interessant sind die Untersuchungen von Lohmann, in denen

---

1) Müller, K., Beitrag zur Kenntnis der ätherischen Öle bei Lebermoosen. Zeitschr. f. physiolog. Chemie 1905, pag. 317.

2) Garjeanne, J. M. A., Die Ölkörper der Jungermanniales. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 470.

3) Stahl, E., Pflanzen und Schnecken, eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jenaische Zeitschrift f. Nat. u. Medizin 1888, Bd. XXII, N. F. 15, pag. 51.

4) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII A, pag. 341.

5) Lohmann, C. E. J., Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 240.

nachgewiesen wird, daß es der terpentinartige Geruch der Ölkörper ist, der die Tiere — in der Hauptsache kommen Schnecken in Frage — abhält, die Pflanzen zu verzehren. Lohmann ging experimentell folgendermaßen vor:

Er isolierte das ätherische Öl aus den Ölkörpern und wies seine Terpennatur nach. Dann tränkte er mit dem gewonnenen Produkt Streifchen Filtrierpapier und legte sie neben solchen, die unbehandelt geblieben waren, Schnecken zum Fressen hin. Es zeigte sich, daß erstere unberührt liegen blieben, während letztere aufgefressen wurden. Der Wert eines solchen Schutzmittels für die Lebermoose wird ohne weiteres begreiflich, wenn man bedenkt, daß ihnen jegliche mechanische Schutzmittel fehlen.

Von den anatomischen Verhältnissen unserer Pflanze hat Goebel [1]) in erster Linie die Pilzinfektion, also das Vorkommen von Mycorrhiza, berücksichtigt. Meine eigenen Untersuchungsergebnisse bestätigen einerseits die von Goebel gemachten Angaben, andererseits aber sind sie eine Erweiterung und Ergänzung derselben.

Die Pilzinfektion kann bei Treubia insignis eine konstante genannt werden; denn mit ganz wenigen Ausnahmen zeigten alle von mir untersuchten Stämmchen die Pilzinfektion in geringerer oder stärkerer Ausbildung.

Es gelang mir, für Treubia insignis festzustellen, daß die Infektion durch den Pilz von der unteren Epidermis und zwar von der ventralen Rinne her erfolgt. Damit wird die von Goebel (l. c. pag. 6) ausgesprochene Vermutung als richtig bestätigt. Fig. 5 *A* und *B* zeigen uns das Eindringen der Hyphen ins Gewebe des Stämmchens. Die dargestellten epidermalen Partien entstammen der ventralen Rinne. Mehrfach konnte ich auch beobachten, daß sich Hyphen frei in der ventralen Rinne befinden. In einigen Fällen fand ich dann, wie Hyphen direkt ins Gewebe eindrangen, oder aber seitliche Äste in dasselbe hineinschickten.

Goebel (l. c. pag. 6) ist der Ansicht, daß der Pilz in der mit Schleim erfüllten Ventralrinne eine gewisse Zeit saprophytisch leben kann. Die Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch das soeben erwähnte Vorkommen von Hyphen in der ventralen Rinne.

---

1) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. 1. Treubia. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg 1891, Vol. IX, pag. 6 ff.

Die Infektion ist bei Treubia insignis streng lokalisiert; denn es sind immer nur ganz bestimmte Zellschichten im Speichergewebe, welche vom Pilz befallen werden. Die Infektionszone befindet sich unmittelbar über der ventralen Rinne. Die zwei bis drei untersten subepidermalen Schichten sind meist pilzfrei. Eindringende Hyphen oder Hyphenäste durchziehen diese neutrale Schicht fast senkrecht von unten nach oben, den Interzellularen folgend.

Bei Treubia insignis konstatiert man in der Hauptsache zwei Wachstumsformen des Pilzes. Einmal interzellulär verlaufende Hyphen, und dann solche, welche intrazellulär vorkommen. Beide sind hinsichtlich ihrer Struktur wesentlich verschieden. Daneben kommen noch einige eigentümliche Bildungen vor, die auch schon von Goebel (l. c. pag. 7) in Beziehung zur Pilzinfektion gebracht wurden. Die derberen Hyphen (Fig. 10) sind dicke, glattwandige Schläuche mit reichem Inhalt. Sie verlaufen immer interzellulär. Vielfach weisen sie bauchige Anschwellungen auf, die dann die in Fig. 5 *C* sichtbaren Unterschiede im Querschnitt bedingen. Oft findet man in Interzellularräumen mehrere Hyphen nebeneinander. Die Zellen werden dadurch etwas zusammengedrückt, während die Interzellularräume vergrößert werden. In nicht infizierten Partien kommen nämlich so große Interzellularen nicht vor. Eine Regelmäßigkeit läßt sich im Verlauf der Hyphen nicht feststellen. Sie schlängeln sich hin und her, folgen aber in ihrer Ausbreitung der Wachstumsrichtung des Stämmchens. An den Vegetationspunkt reicht die mycorrhizaführende Schicht nicht heran. Die Rhizoiden fand ich ebenfalls stets frei von Hyphen.

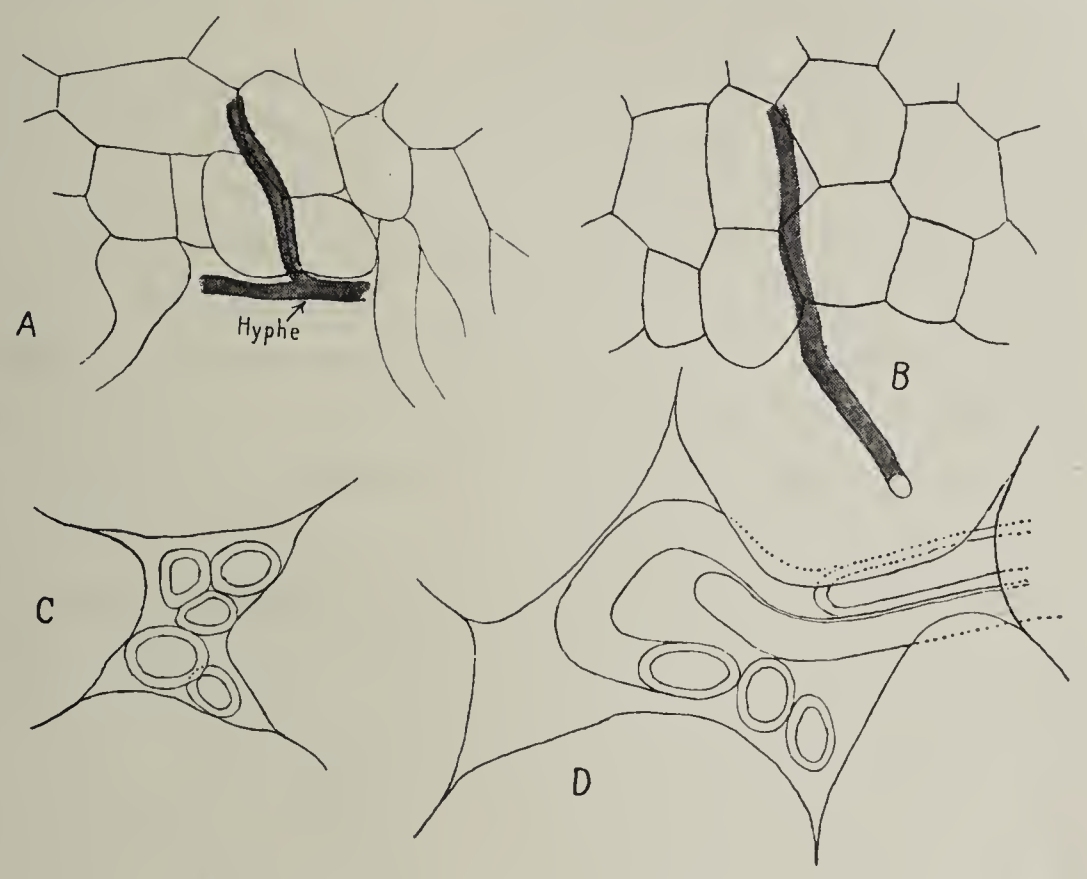



Fig. 5. Mycorrhiza von Tr. insignis. *A* u. *B* ins Gewebe des Stämmchens eindringende Hyphen. Vergr. 350 : 1. *C* u. *D* interzellulär verlaufende Hyphen auf einem Querschnitt durch das Stämmchen. Vergr. 800 : 1.

Intrazellulär findet man dann in einigen Zellschichten, die sich der derbere Hyphen führenden Schicht nach innen anschließen, ebenfalls Pilzfäden. Sie sind von außerordentlicher Feinheit, so daß sie nur auf feinen Schnitten mit starker Vergrößerung wahrgenommen werden. Goebel hält es für wahrscheinlich, daß es sich in beiden Fällen um ein- und denselben Pilz handle.

Meine Bemühungen, Beziehungen zwischen den beiden Hyphenformen aufzufinden, waren erfolglos; denn ich konnte in keinem Fall beobachten, daß die derberen interzellular verlaufenden Hyphen Äste in die Zellen hineinschickten.

In den vom Pilz infizierten Zellen der unteren Mycorrhizaschicht fand dann Goebel (l. c. pag. 7) noch farblose Ballen einer undefinierbaren Substanz, die sich bei einer Reaktion mit Chlorzinkjod schmutzigbläulich färbten. In einigen Fällen gelang ihm auch der Nachweis, daß diese Ballen mit den intrazellulären Hyphen in Beziehung stehen. Eine Reihe von Beobachtungen, die Golenkin[1]) an Marchantiaceen machte, fand ich bei Treubia insignis bestätigt. Die Pilzinfektion findet sich, wie erwähnt, im kleinzelligen Stärkegewebe. Die Stärke, welche hier von der Pflanze aufgespeichert wurde, dient nun dem Pilz als Nahrung und wird von ihm aufgebraucht. Man kann das auf einem Längsschnitt durch Alkoholmaterial mittels der Jodreaktion gut nachweisen. Während man nämlich an Zonen, die eben erst infiziert wurden, feststellen kann, daß die Zellen derselben noch ziemlich reichlich Stärke in normaler Ausbildung enthalten, findet man, in ältere Partien zurückgehend, ein allmähliches Verschwinden der Stärke. In den Zellen alter Mycorrhizakomplexe ist keine Stärke mehr nachweisbar. In diesen Zellen scheint übrigens der größte Teil des Inhaltes verschwunden zu sein. Mitunter kann man mit Pikrokarmin einen Rest des Inhaltes in Form eines dünnen, plasmatischen Wandbelages feststellen.

Über den biologischen Wert des Zusammenlebens von Pilz und Wirtspflanze gehen die Ansichten der Forscher noch auseinander. Das Problem darf bis heute keineswegs als gelöst betrachtet werden. Den Angaben von Němec[2]) und Peklo[3]), die behaupten, daß üppig wachsende und kräftig entwickelte Lebermoospflanzen nicht in-

---

1) Golenkin, M., Die mycorrhizaähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. Flora 1902, Bd. XC, pag. 209—220.

2) Němec, B., Über die Mycorrhiza bei Calypogeia trichomanes. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1904, Bd. XVI, pag. 263.

3) Peklo, J., Über die Mycorrhiza bei Muscineen. Bull. intern. de l'Ac. d. Sc. de Bohême 1903. 22 pp. Nach Botan. Zentralbl. 1904.

fiziert seien, daß sich vielmehr die Infektion stets auf kümmerliche und schmächtige Exemplare erstrecke, steht die Beobachtung von Goebel (l. c. pag. 7) an Treubia insignis gegenüber, der schreibt: „Obwohl alle von mir untersuchten Treubia-Sprosse die Pilzinfektion zeigten, wuchsen sie doch kräftig, bildeten Archegonien etc.“ Dies ist nach meiner Untersuchung durchaus richtig; ich konnte ebenfalls keine Unterschiede in der Entwicklung zwischen verpilzten und nichtverpilzten Exemplaren feststellen. Die Annahme Bolleter's[1]), daß die vegetative Entwicklung der Pflanze durch die Pilzinfektion gehemmt werde, trifft also für Treubia insignis nicht zu. Überhaupt steht derselben der experimentelle Nachweis von Golenkin (l. c. pag. 217) entgegen, durch den wahrscheinlich gemacht wird, daß viele Lebermoose sehr schlecht wachsen, wenn man sie in sterilisiertem Boden erzieht, in dem sich keine Mycorrhiza entwickeln kann. In einer Beobachtung stimmen jedoch fast alle Forscher überein, nämlich darin, daß die Infektion einen Einfluß auf die Fruktifizierung ausübt. Dieselbe wird nämlich gefördert. Es scheint das auch für Treubia insignis zuzutreffen; denn ich konstatierte, daß diejenigen Stämmchen, welche Sporogonien entwickelt hatten, eine besonders intensive Pilzinfektion aufwiesen.

Aus der Beobachtung, daß sich die Mycorrhizen besonders häufig unter Bedingungen finden, die der Pflanze die Aufnahme von Mineralsalzen erschweren, zieht Stahl[2]) den Schluß, daß der Pilz, der die organischen Stoffe seines Wirtes verbraucht, sich diesem in der Gewinnung der Nährsalze dienstbar macht. Auch Golenkin (l. c. pag. 216) ist der Ansicht, daß der Verlust der Stärke durch Abgabe irgendwelcher anderer Stoffe kompensiert werde. Wahrscheinlich trifft dies auch für Treubia insignis zu; denn wir haben ja gesehen, daß unsere Pflanze trotz des Verlustes der Stärke, keine „eingreifende Schädigung durch ihren Inquilinen erfährt“.

Schleimabsondernde Organe finden sich bei Treubia in Form mannigfach gestalteter Schleimpapillen und als Schleimzellen. Schleimschläuche, wie sie innerhalb der Familie der Marchantiaceen, in typischer Ausbildung bei Fegatella vorkommen, fehlen Treubia insignis. Auf einem Längsschnitt durch einen Archegonienstand dagegen sieht man neben den Archegonien zahlreiche Schleimorgane, von den einfachsten Papillen bis zu den komplizierten, schuppenartigen Organen (vgl. Goebel,

1) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII A, pag. 388—389.

2) Stahl, E., Der Sinn der Mycorrhiza-Bildung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. XXXIV, pag. 622.

Ann. du Jard. botan., pag. 5, Taf. I, Fig. 11 u. 12*a*), welche Schleimpapillen auf ihrer Oberfläche und an ihren seitlichen Randpartien tragen. Hinsichtlich ihrer Deutung schließe ich mich der Auffassung von Goebel (l. c. pag. 5) an, der die schmalen, schuppenförmigen Zellflächen für höher ausgebildete Schleimhaare hält. Gestützt wird diese Auffassung dadurch, daß gleiche oder ähnliche Gebilde sich auch bei anderen Lebermoosen, z. B. Fossombronia finden. Die Papillen, von denen uns Fig. 6 einige Formen vorführt, sind meist gestielt und tragen an ihrem oberen Ende eine kugelige Köpfchenzelle, die eigentliche schleimabsondernde Zelle. Diese Schleimorgane gehen aus epidermalen Zellen hervor, die sich, ähnlich wie die jungen Archegonien, papillenartig vorwölben. Bleibt es bei dieser Hervorwölbung, so haben wir die einfachste Form einer Schleimpapille. Meist aber kommt es noch zur Ausbildung eines kürzeren oder längeren Stieles und zur Abschnürung der Köpfchenzelle. Durch Längs- und Querteilungen entstehen auch mehrzellige, sogar verzweigte, Schleimpapillen. Solche Formen stellen dann vielleicht einen Übergang zu den komplizierteren Organen dar, die früher erwähnt wurden.

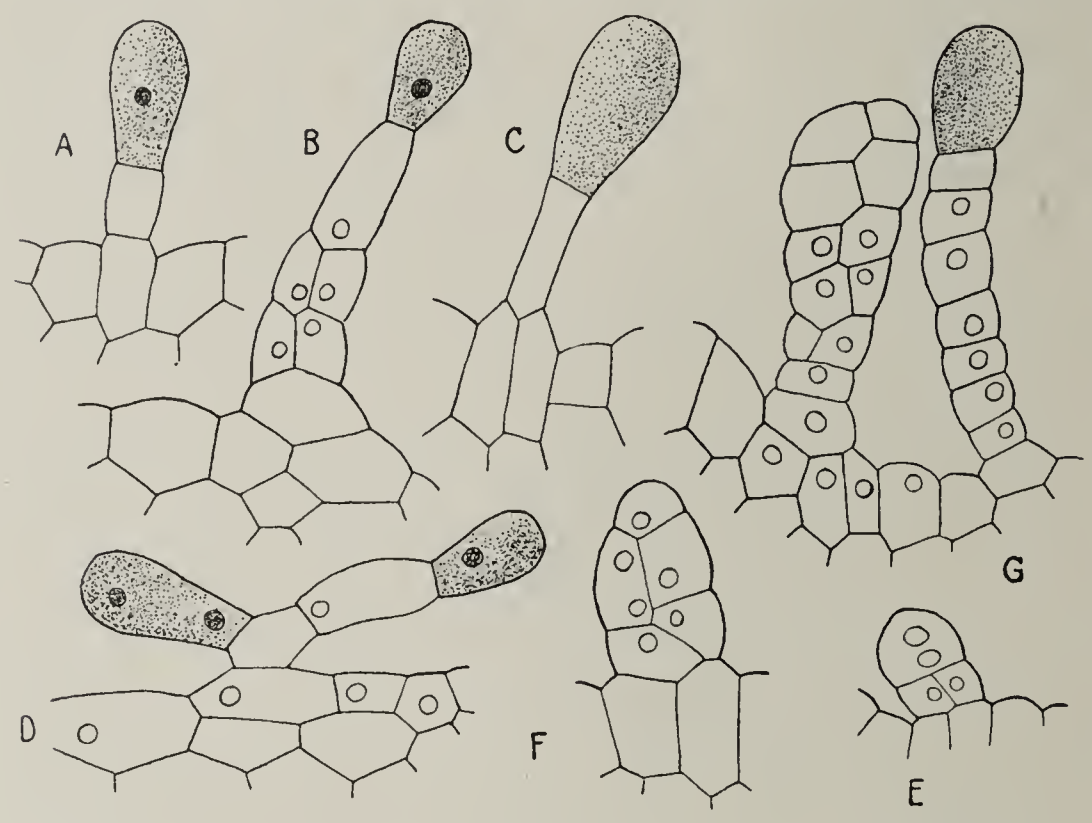



Fig. 6. Schleimorgane von Tr. insignis. *A—D* verschiedene Formen einfacher Schleimpapillen. Vergr. 200 : 1. *E—G* Paraphysen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 235 : 1.

Die Ausbildung von Schleimpapillen ist bei Treubia insignis lokalisiert auf den Vegetationspunkt, die Archegonienstände und gewisse Blattpartien. An den Blättern wurden Schleimpapillen schon von Goebel (l. c. pag. 4) am ventralen Blattrand und am Blattflügel festgestellt.

Außer diesen papillenartigen Schleimorganen findet man im Gewebe der Pflanze zerstreut Schleimzellen. Besonders häufig kommen dieselben in den Wucherungen des calyptrogenen Gewebes vor. Diese

Schleimzellen lassen sich durch eine Färbung mit Rutheniumrot leicht nachweisen. Sie sind frei von Chlorophyll und Stärke. Auf der Unterseite des Stämmchens vermissen wir die bei anderen Lebermoosen vielfach vorkommenden Schleimpapillen. Der in der ventralen Rinne vorhandene Schleim wird zum Teil durch die am ventralen Blattrande stehenden Papillen erzeugt. Nach Goebel (l. c. pag. 6) sollen auch die Rhizoiden befähigt sein, Schleim abzusondern.

Über die Frage, welche Bedeutung den Schleimorganen und der Schleimabsonderung zukommt, sind die Ansichten geteilt. Leitgeb [1]) glaubt, daß das Schleimgewebe einen Einfluß auf das Längenwachstum der Pflanze habe. Prescher [2]) nimmt an, daß die Schleimzellen einen Einfluß auf den Turgor ausüben, indem sie „die Säftespannung da auf das Maximum bringen, wo es am nötigsten ist.“ Beide Ansichten erscheinen mir in Beziehung auf Treubia insignis nicht sehr wahrscheinlich. Viel mehr für sich hat die Auffassung von Goebel [3]). Er ist der Meinung, daß die Schleimorgane der Wasserspeicherung dienen, indem sie das Wasser anziehen und festhalten. Dadurch tragen sie indirekt auch zur Straffheit der Gewebe bei. Indem sie der Wasserspeicherung dienen, schützen sie nicht nur die Pflanzen vor dem Austrocknen, sondern, und darin erblickt Goebel gerade die wichtigste Funktion der Schleimorgane der an feuchten Standorten wachsenden Lebermoose, sie bilden einen wirksamen Schutz gegen das Wasser.

Auch Walliczek [4]) bringt die Schleimabsonderung in Beziehung zur Wasserökonomie. Nach seiner Meinung sind diese Organe dazu berufen, das Wasser zu Zeiten des Überflusses zu speichern, um es zu Zeiten des Mangels an die entsprechenden Gewebepartien abgeben zu können. Die Auffassung, daß die Schleimorgane der Wasserspeicherung dienen, vertritt dann auch noch Schorn [5]) auf Grund seiner Unter-

---

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. Die Marchantiaceen, Heft 6, 1881, pag. 16.

2) Prescher, R., Die Schleimorgane bei den Marchantiaceen. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. 1882, Bd. LXXXVI, 1. Abt., pag. 154.

3) v. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil: Spezielle Organographie 1898, pag. 254.

4) Walliczek, H., Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Jahrb. f. wiss. Botan. 1893, Bd. XXV, pag. 271.

5) Schorn, F., Über Schleimzellen bei Urticaceen und über Schleimcystolithen von Girardinia palmata Gaudisch. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch., math.-nat. Kl., 1907, Bd. CXVI, 1. Abt., pag. 409.

suchungen an Urticaceen. Er schreibt: „Der Schleim dient höchstwahrscheinlich als Wasserspeicher und erhöht dadurch die Widerstandskraft gegenüber dem Vertrocknen."

Erwähnen möchte ich noch, daß Stahl[1]) den Schleimorganen eine Funktion analog den Ölkörpern zuspricht, indem sie, wie letztere, ein Schutzmittel gegen Tierfraß sein sollen. Am zutreffendsten für Treubia wird die von Goebel vertretene Auffassung sein.

## 2. Anatomie des Blattes und der Dorsalschuppen.

Wenn ich die anatomischen Verhältnisse des Blattes und der Dorsalschuppen zusammen bespreche, so geschieht dies einmal wegen ihres fast gleichartigen anatomischen Baues, dann aber auch wegen ihres gemeinsamen Ursprunges. Beide entstehen nämlich, wie ich im

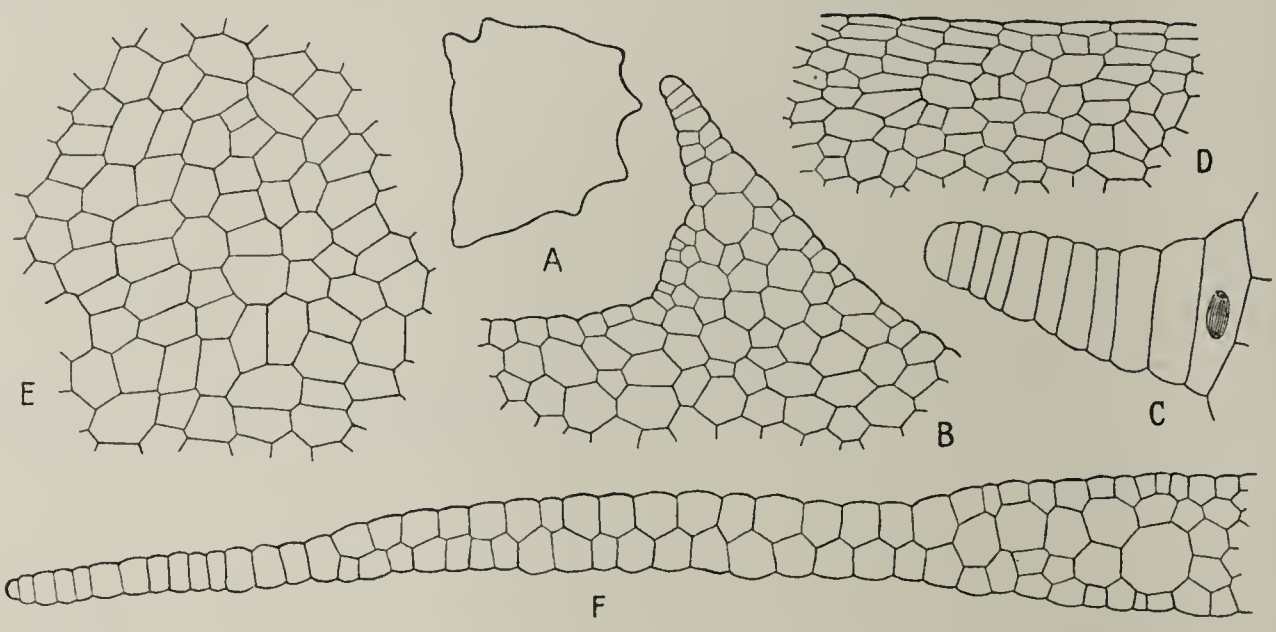



Fig. 7. Bau des Blattes und der Dorsalschuppe von Tr. insignis. *A* Umriß einer Schuppe. Vergr. ca. 15 : 1. *B* Querschnitt durch eine junge Schuppe. Vergr. 75 : 1. *C* Junge Blattanlage. Vergr. 184 : 1. *D* Randpartie eines Blattes. Vergr. 75 : 1. *E* Oberflächenpartie aus der Mitte des Blattes. Vergr. 75 : 1. *F* Querschnitt durch ein Blatt. Vergr. 75 : 1.

Kapitel „Anatomie des Vegetationspunktes" ausführlicher behandeln werde, aus dem gleichen Segment.

Die anatomischen Verhältnisse beider Organe sind sehr einfach. Auf einem Querschnitt durch das Blatt (Fig. 7 *F*) und die Dorsalschuppe (Fig. 7 *B*) erkennt man deutlich, daß von einer Epidermis eigentlich nur in den Partien gesprochen werden kann, welche an das Gewebe des Stämmchens anschließen. Blatt und Dorsalschuppe sind

---

1) Stahl, E., Pflanzen und Schnecken, eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jenaische Zeitschr. f. Nat. u. Med. 1888, Bd. XXII, N. F.Bd. XV, pag. 80.

in diesen Partien mehrschichtig, in den Randpartien dagegen einschichtig.

Nicht alle Zellen sind gleichartig gebaut, man kann vielmehr einen deutlichen Unterschied zwischen den Randzellen und denjenigen der mittleren Partien, sowohl auf dem Querschnitt, als auch bei einer Oberflächenansicht (Fig. 7) konstatieren. Die Zellen der mittleren Blattpartien sind alle von mehr oder weniger gleicher Größe und Gestalt. Die Randzellen dagegen sind bedeutend kleiner, viel länger als breit, also mehr plattenförmig ausgebildet. Zwischen beiden Zellformen findet ein allmählicher Übergang statt. Alle Blattzellen enthalten reichlich Chlorophyllkörner, in denen sich Assimilationsstärke nachweisen läßt. Die Stärkebildung erfolgt aber nicht in allen Zellen gleich stark. Besonders viel Stärke findet sich in den zarteren Blatteilen und den oberen Schichten der derberen Partien. Geringer ist der Stärkegehalt in den unteren Partien des mehrschichtigen Teiles und in dem Blattstück, das vom nächstjüngeren Blatt bedeckt wird, woraus der Einfluß der verschiedenen Belichtung auf die Stärkebildung ersichtlich wird. Da der Stärkegehalt in den Blattzellen größer ist als in den chlorophyllhaltigen Zellen des Stämmchens, so erkennen wir daraus, daß die Blätter und Dorsalschuppen in der Hauptsache die Assimilation besorgen.

Während der Blattrand vollkommen glatt ist, weist der Rand der Schuppen zahlreiche Ein- und Ausbuchtungen auf (Fig. 7 *A*). Schleimzellen, wie ich sie in den schuppenartigen Wucherungen der Calyptra feststellen konnte, fehlen diesen hervortretenden Randzellen der Dorsalschuppe.

Als Schutz gegen die Atmosphaerilien besitzen dann Schuppe und Blatt eine Cuticula, die in den Randpartien dieser Organe stärker entwickelt ist als in den übrigen Teilen. Treubia insignis besitzt in allen Teilen eine vollkommen glatte Cuticula. Es ist bekannt, daß man bei den Lebermoosen drei verschiedene Typen in der Ausbildung der Cuticula unterscheidet, welche in enger Beziehung zu den Standortsverhältnissen stehen.

Diese charakteristischen Cuticulaformen haben verschiedene Forscher veranlaßt, auf sie bei der Artdiagnose Rücksicht zu nehmen. Eine glatte Cuticula besitzen alle Lebermoose, welche feuchte, schattige Standorte lieben. Für Treubia insignis trifft dies vollkommen zu; denn wir wissen aus den Standortsangaben, daß unsere Pflanze feuchte, schattige Standorte bevorzugt.

### 3. Anatomie des Vegetationspunktes.

Auf die „eigentümlichen Verhältnisse am Vegetationspunkt“ ist schon Goebel (l. c. pag. 3) eingegangen. Er hat gezeigt, daß Treubia insignis eine „dreiseitig pyramidale Scheitelzelle“ besitzt. Würde man der Form der Scheitelzelle eine große Bedeutung beilegen, so müßte man unsere Pflanze zu den foliosen Jungermanniaceen stellen; denn Leitgeb [1]) schreibt, pag. 1:

„Alle in die Gruppe der Jungermannieae foliosae zusammengefaßten Lebermoose stimmen ausnahmslos in der Art des Spitzenwachstumes überein und unterscheiden sich dadurch auch von jenen zu den frondosen gerechneten Gattungen, denen eine Blattbildung unzweifelhaft zukommt. Sie allein nämlich unter allen untersuchten Lebermoosen besitzen und zwar ausnahmslos eine dreiseitige Scheitelzelle, aus der dem Laufe einer Spirale folgend, Segmente abgeschnitten werden.“ Ich beschränke mich, auf die Arbeit von Goebel verweisend, welcher auch eine Reihe von Abbildungen beigefügt sind, auf eine kurze Schilderung der Segmentierung am Vegetationspunkt des Hauptsprosses, um dann auf die von Goebel unberücksichtigt gebliebenen Verzweigungsmöglichkeiten einzugehen. Schon pag. 333 erwähnte ich, daß die Stämmchenspitze von Treubia insignis aufwärts gebogen ist. Über das Zustandekommen einer solchen Krümmung bei anderen Lebermoosen äußert sich Leitgeb [2]) folgendermaßen:

„Bekanntlich werden die foliosen Jungermannieen nach der Art der Blattdeckung (in solche mit unter- und oberschlächtigen Blättern) unterschieden. Es rührt diese verschiedene Deckung von der Differenz des Längenwachstums der Rücken- und Bauchseite des Stämmchens her, und zwar zeigen die mit stärkerem Längenwachstume der Rückenseite oberschlächtige, die mit überwiegendem Längenwachstume der Bauchseite unterschlächtige Blattdeckung. Als Folge dieses ungleichen Längenwachstumes ist daher auch die Sproßspitze immer gekrümmt und, wie selbstverständlich, bei den Formen mit oberschlächtigen Blättern dem Substrate zugewendet, bei denen mit unterschlächtigen Blättern von diesem abgekehrt.“

Was hier Leitgeb von den foliosen Lebermoosen sagt, das trifft auch für Treubia insignis zu. Es ist also hierin ein weiterer Beweis dafür zu erblicken, daß Treubia den foliosen Jungermanniaceen sehr nahe steht.

---

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 2: Die foliosen Jungermannieen, Jena 1875, pag. 1.

2) Leitgeb, H., l. c. pag. 2.

Die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle des Stämmchens ist bei Treubia insignis derart orientiert, daß die eine Seitenfläche der Pyramide nach der Ventralseite hin zu liegen kommt. Die beiden anderen Seiten sind schief zur Achse des Stämmchens geneigt und treffen dorsalwärts in einer gemeinsamen Kante zusammen. Den Beweis hierfür kann man durch eine Flächenschnittserie erbringen. Verfolgt man die einzelnen Schnitte von oben nach unten, so trifft man einen, auf dem die beiden großen seitlichen Segmente durch eine Mittellinie, die oft nur teilweise im Schnitt enthalten ist, deren Verlauf sich aber durch die Kombination der aufeinander folgenden Schnitte konstruieren läßt, getrennt sind. Die weiteren Schnitte werden nun durch die Scheitelzelle geführt, die sich als zwischen den Segmenten liegendes gleichschenkeliges Dreieck dem Beobachter darbietet. Fig. 8 *A* zeigt uns ein solches Stadium. Wir sehen hier die Scheitelzelle *S* umgeben von den Segmenten $s_1$ und $s_2$, welche teilweise selbst wieder geteilt worden sind. Ich muß jedoch hier darauf aufmerksam machen, daß eine gute Orientierung durch das Aufkrümmen der Spitze sehr erschwert wird.

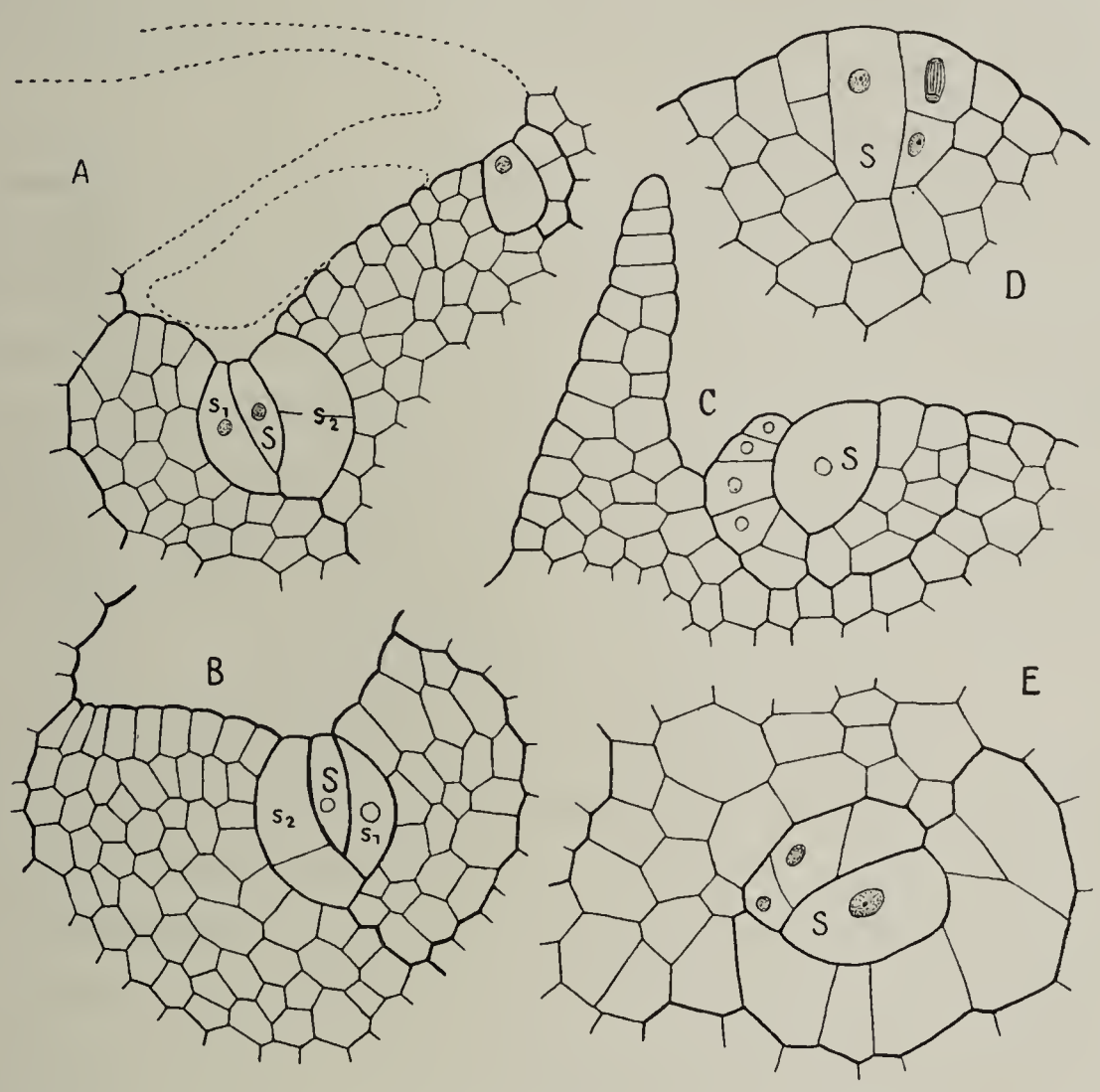



Fig. 8. Scheitelzellkomplexe von Tr. insignis. *A* im Flächenschnitt; *B* im Querschnitt; *C* im Längsschnitt; *D* Teilung in einer Segmentzelle; *E* Querschnitt durch den Vegetationspunkt einer interkalaren Verzweigung. Vergr. *A*—*C* 127 : 1; *D* u. *E'* 200 : 1.

Auf einem Querschnitt durch den Vegetationspunkt des Stämmchens erhalten wir — bedingt durch die Form der Scheitelzelle — fast das gleiche, jedenfalls ein sehr ähnliches Bild. Diese Verhältnisse sind

in Fig. 8 *B* dargestellt. Auch hier sehen wir die Scheitelzelle umgeben von den Segmenten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse am Vegetationspunkte auf einem medianen Längsschnitt durch die Spitze des Stämmchens, wie ihn Fig. 8 *C* darstellt. Die stark nach außen vorgewölbte Wand der Scheitelzelle *S* ist die Basis der Pyramide; die obere Linie stellt die Kante der zusammentreffenden Seitenflächen dar; die untere Linie endlich ist die durchschnittene Wand der ventralwärts gelagerten Pyramidenfläche. Vermissen wir auf einem solchen Schnitt naturgemäß die seitlichen Segmente, so können wir andererseits aus ihm gut erkennen, daß das Wachstum auf der Ventralseite bedeutend stärker ist als auf der Dorsalseite, womit ja auch die Aufwärtsbiegung der Vegetationsspitze zusammenhängt.

Entsprechend der Bilateralität der Pflanze gehen die Blätter aus den seitlichen Segmenten hervor. Da sich meine Untersuchungen über die Beteiligung der seitlichen Segmente an der Blattbildung mit den Angaben von Goebel (l. c. pag. 3) vollkommen decken, so lasse ich diesen Autor hier sprechen. Er schreibt, pag. 3:

„Man findet junge Segmente von oben betrachtet vielfach durch 3 Wände [1]) geteilt. Die beiden unteren Zellen werden zur Bildung des Blattes und der freien Oberfläche der Stammunterseite verwendet, die obere zur Bildung der Dorsalschuppen.

Aus jedem Segment bilden sich also ein Blatt und eine Dorsalschuppe, letztere sind in den Figuren mit *S* bezeichnet. Die Wachstumsrichtung beider ist eine verschiedene. Der Teil des Segmentes, welcher das Blatt bildet, entwickelt sich bald in annähernd horizontaler Richtung, die Dorsalschuppe dagegen macht mit der Blattfläche fast einen rechten Winkel. Der unterste Teil des blattbildenden Segmentes dagegen wird zur Bildung der freien Stammoberfläche der Unterseite verwendet, so daß also die freie Blattfläche aus dem mittleren Teile des Segmentes hervorgeht."

Im folgenden weist dann Goebel noch darauf hin, daß die Blätter auf verschiedener Höhe getroffen, ein verschiedenes Bild ergeben. Ich habe diesen Ausführungen, die durch meine Untersuchungen bestätigt wurden, nichts hinzuzufügen und begnüge mich damit, auf die Ausführungen von Goebel, sowie auf die beigefügten Abbildungen zu verweisen.

---

1) Soll wohl heißen „zwei Wände"; denn durch drei Wände würden ja vier Zellen entstehen. Goebel selbst spricht aber später von drei Zellen. Ich fand bei meiner Untersuchung auch stets zwei Wände, also drei Zellen.

Nicht beschäftigt hat sich Goebel mit den bei Treubia häufig vorkommenden monopodialen Verzweigungen und ihrer Entstehung.

Bei den Lebermoosen haben wir zwischen Endverzweigung und interkalarer Verzweigung zu unterscheiden. Während ich bei Treubia vergeblich nach Anzeichen einer Endverzweigung suchte, fand ich ziemlich zahlreich Vegetationspunkte in älteren Gewebepartien der Stämmchenunterseite. Diese stellen, da sie auf dem Längsschnitt durch das Stämmchen quer getroffen sind, ohne Zweifel Vegetationspunkte seitlicher Äste dar, die interkalar entstehen. Fig. 8 *E* stellt einen solchen quer durchschnittenen Vegetationspunkt dar. Er liegt im Stämmchengewebe in einer Blattachsel. Die Segmentierungsverhältnisse sind die gleichen wie im Scheitelzellkomplex des Hauptsprosses. Wie dort, so werden auch hier Segmente abgegliedert, die ihrerseits wieder Teilungen erfahren und sich genau so wie die Segmente der Hauptsproßscheitelzelle an der Bildung von Blatt, Dorsalschuppe und Stämmchengewebe beteiligen. Die Verzweigungen entstehen in akropetaler Reihenfolge. In Fig. 8 *A* sehen wir z. B. rechts von der Scheitelzelle mit den zuletzt erzeugten Segmenten eine peripherisch gelagerte Zelle, die sich durch ihre Größe wesentlich von den benachbarten Zellen unterscheidet. Trotzdem ihr noch die typische Form der Scheitelzelle fehlt, so vermute ich doch, daß es sich hier um die jüngste Anlage einer interkalaren Verzweigung handelt.

## III. Bau und Entwicklung der Archegonien.

Treubia insignis ist ein diöcisches Lebermoos; männliche und weibliche Sexualorgane sind auf verschiedene Individuen verteilt.

Da sekundäre Geschlechtsmerkmale fehlen, muß man schon eine starke Lupe zur Hand nehmen und damit die Winkel der Dorsalschuppen absuchen, in welchen sich Archegonien und Antheridien befinden, um das Geschlecht eines Exemplares festzustellen.

Männliche Pflanzen konnte ich — wie bereits erwähnt — in dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht auffinden, so daß ich auf die in Aussicht genommene Feststellung von Bau und Entwicklung der Antheridien und die Spermatogenese von Treubia nicht eingehen konnte.

Aus den Angaben von Stephani[1]), der die Antheridien als langgestielte Gebilde erwähnt, geht hervor, daß sie in ihrer Stellung voll-

1) Stephani, F., Treubia insignis Goeb. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

kommen mit den Archegonien übereinstimmen. Goebel (l. c. pag. 5), der die Archegonien von Treubia insignis zuerst beobachtete, äußert sich über ihre Stellung folgendermaßen:

„Bezüglich der Archegoniumstellung stimmt Treubia, wenn wir dieselbe mit den übrigen beblätterten anakrogynen Jungermanniae vergleichen, einigermaßen mit Fossombronia überein, insofern bei letzterer die Geschlechtsorgane seitlich, dem oberen Blattrande genähert stehen, während bei Blasia, Androcryphia und Petalophyllum die Archegonien nicht durch die Blätter geschützt, unabhängig von denselben auf der Sprossenmediane stehen, ähnlich wie bei den thallosen Formen und wie bei diesen erhalten sie auch eine besondere Hülle. Bei Fossombronia dagegen übernehmen die Blätter, bei Treubia die Dorsalschuppen — auf deren Bedeutung unten zurückgekommen werden soll — zugleich die schützende Funktion und zwar bei Treubia in viel ausgeprägterer Weise als bei ersterer."

Gegen diese Auffassungsweise Goebel's argumentiert Stephani[1]), indem er darauf hinweist, daß die Sexualorgane bei Fossombronia und Androcryphia nahe am basikopen Ende des Blattes stehen, während sie bei Treubia dem apikalen Rande genähert sind. Als weiteres Argument führt er dann noch an, daß die Dorsalschuppe lediglich eine Hülle für die Sexualorgane darstelle, die rudimentär werde, sobald die Ausübung dieser Funktion durch Nichtentwicklung der Geschlechtsorgane in Fortfall komme. Die Unrichtigkeit dieser Behauptung ist — wie ich an anderer Stelle der Arbeit schon angeführt habe (l. c. pag. 334) — bereits von Goebel nachgewiesen worden.

Auf Grund meiner Untersuchung neige ich dazu, die Auffassung Goebel's für die richtigere zu halten; denn eine Ähnlichkeit ist in der Archegoniumstellung zwischen Treubia und Fossombronia sicher vorhanden, wenn auch keine völlige Übereinstimmung. Treubia nimmt eben auch in dieser Hinsicht eine Sonderstellung ein. Man findet bei ihr nicht die für anakrogyne Formen charakteristischen taschenförmigen Hüllen, man vermißt aber auch andererseits die Ausbildung von Involukralblättern, die bei den akrogynen Formen den Schutz der weiblichen Sexualorgane übernehmen.

Treffend hat Goebel[2]) auch in dieser Hinsicht unsere Pflanze charakterisiert, wenn er in seiner Mitteilung über die neuseeländische

---

1) Stephani, F., Treubia insignis Goeb. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

2) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 190.

Treubia sagt: „Treubia stellt sozusagen einen der mancherlei Versuche dar, den die Lebermoose gemacht haben, um vom thallosen in den foliosen Zustand überzugehen.“ Bekanntlich teilte Leitgeb[1]) die Jungermanniaceen ein in anakrogyne und akrogyne, wobei er auf die Beziehungen zwischen Scheitelwachstum und Archegonienentwicklung Rücksicht nahm. Treubia gehört zweifellos zu den anakrogynen Jungermanniaceen, d. h. zu denjenigen Formen, bei welchen die Scheitelzelle in der Archegoniumbildung weder ganz noch teilweise aufgebraucht wird. Allerdings können wir auf Flächen- und Längsschnitten feststellen, daß sich die jungen Archegonienanlagen sehr nahe am Vegetationspunkt vorfinden.

Die Anlage eines Archegoniumstandes erkennt man am besten auf einem Flächenschnitt, wie ihn uns die Fig. 9 *A* schematisiert vor Augen führt. Wir sehen hier die erste Anlage in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes, auf der dorsalen Seite des Stämmchens, etwas seitlich von der Mediane. In den Archegonienständen, die hauptsächlich durch die Dorsalschuppe geschützt werden, entwickeln sich die Archegonien aus den epidermalen Zellen. Ihre Zahl ist sehr variabel. Mitunter findet man nur ganz wenige, zwei bis drei, während in anderen Fällen 10 und mehr Archegonien im Stand vorhanden sind. Die Durchschnittszahl ist etwa 6—8 Archegonien pro Stand. Durchsetzt sind die Archegonienstände von zahlreichen Schleimorganen, von den einfachen einzelligen Papillen bis zu den komplizierten schuppenförmigen Organen, die Goebel (Morphologische und biologische Studien IV, 1, pag. 6) als eine höhere Ausbildungsform der Schleimhaare auffaßt. Bau und Funktion dieser Organe haben wir bereits im anatomischen Teil unserer Abhandlung kennen gelernt; es erübrigt sich, hier nochmals darauf einzugehen. Wir wollen uns nun mit dem an Treubia bis jetzt noch nicht untersuchten Bau und der Entwicklung der Archegonien beschäftigen.

Seit den Untersuchungen von Mirbel[2]) wissen wir, daß jedes Archegonium seinen Ursprung einem ovalen Zellkörper verdankt, der innerhalb großer Gruppen der Moose auf gleiche oder ähnliche Art entsteht. In der Epidermis der Archegonien liefernden Zone wölben sich einige Zellen papillenartig vor (Fig. 9 *B*). Haben sie eine bestimmte

---

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 3, Jena 1877, pag. 3.

2) Mirbel, M., Recherches anatomiques et physiol. sur le Marchantia polymorpha. Paris 1831. Aus dem Französischen übersetzt von Flotow (als Anhang bei Nees v. Esenbeck).

Größe erreicht, so setzt der erste Teilungsschritt ein. Durch ihn wird eine erste Querwand gebildet, welche normalerweise in der Höhe der Epidermisoberfläche zur Ausbildung gelangt. So entsteht eine halbkugelige obere und eine mehr plattenförmige untere Zelle. Letztere gehört dem späteren Archegonium nicht an.

Bald wird durch einen weiteren Teilungsschritt eine zweite Querwand parallel zur ersten gebildet. Dadurch kommt es wiederum zur Bildung einer halbkugeligen oberen und einer plattenförmigen unteren Zelle. Die obere Zelle ist die eigentliche Mutterzelle des Archegoniums, die untere plattenförmige die Stielzelle. Ihre Funktion besteht darin, den Stiel, das Bindeglied zwischen Archegonium und Mutterpflanze, auszubilden.

In der Archegoniummutterzelle werden nacheinander drei Längswände gebildet, die sich unter einem spitzen Winkel schneiden (Fig. 9 *C* u. *c*). Die dadurch entstehenden Segmente sind verschieden groß. Die beiden zuerst gebildeten Segmente sind gewöhnlich breiter als das jüngste. Durch diesen Teilungsschritt sind bei Treubia, wie bei den übrigen Jungermanniaceen, den Marchantiaceen und Ricciaceen, vier Zellen im jungen Archegonium gebildet worden; drei ungleiche peripherische und eine Innenzelle.

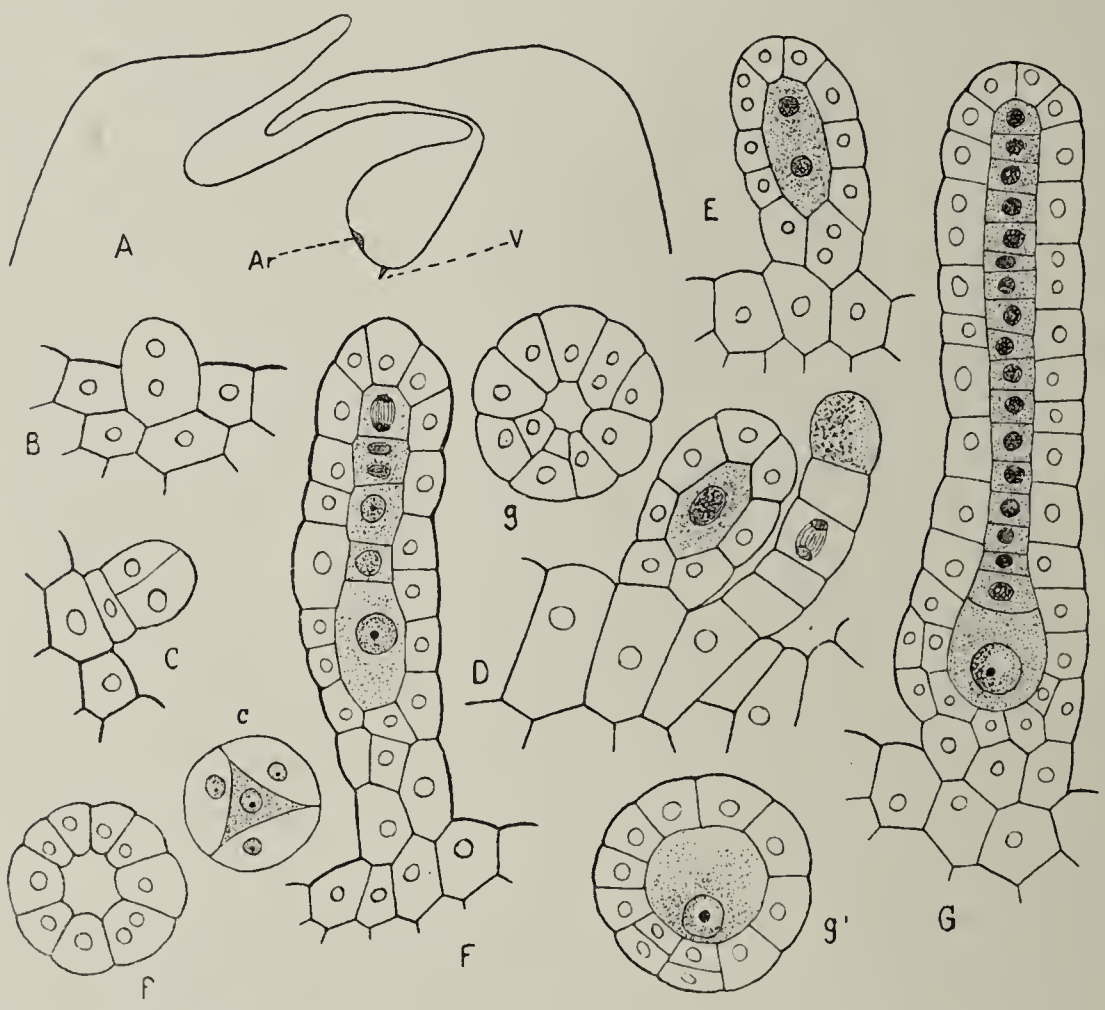



Fig. 9. Archegoniumentwicklung von Tr. insignis. *A* junge Anlage eines Archegoniumstandes (*Ar*). Vergr. 36 : 1. *B*—*G* Entwicklung des Archegoniums; die Querschnitte sind mit den Kleinbuchstaben der zugehörigen Längsschnitte bezeichnet. Vergr. *B*, *C*, *D*, *c*, *f*, *g*, *g'* 350 : 1; *E*, *F*, *G* 235 : 1.

Sehr rasch folgt auf diese Teilungen eine weitere in der trichterförmigen Innenzelle. Die dadurch entstehenden Zellen sind von un-

gleicher Größe. Die kleinere obere ist die Deckelzelle, die größere untere die Zentralzelle.

Mit dieser Zellvermehrung halten die peripherischen Zellen Schritt. Nach Beendigung obigen Teilungsschrittes konstatiert man, daß die Peripherie inzwischen fünfzellig geworden ist. Während der folgenden Teilungen findet zugleich starkes Längenwachstum statt. Die Zentralzelle, welche sich in ihrer Längsrichtung gestreckt hat, teilt sich nun durch eine Querwand in ungefähr gleiche Hälften. Es sind durch diesen Vorgang zwei Stockwerke gebildet worden, die auf diesem Stadium von ungefähr gleicher Größe sind. Aus dem oberen entwickelt sich der Halsteil, aus dem unteren der Bauchteil des Archegoniums.

Durch Quer- und Längsteilungen in den peripherischen Zellen des unteren Stockwerkes kommt es zur Ausbildung der Bauchwand. Dieselbe ist im Anfang einschichtig, später wird sie zweischichtig. Auf einem Querschnitt durch diesen Teil des Archegoniums finden wir zunächst 10, später 20 peripherische Zellen (Fig. 9 *g'*).

Nicht nur im Bauchteil beobachten wir eine derartige Vermehrung peripherischer Zellen, sondern auch in den unteren Partien des Halsteiles. Darauf ist es auch zurückzuführen, daß zwischen Bauchwand und Halswand keine scharfe Grenze gezogen werden kann (Fig. 9 *g*).

Die peripherischen Zellen des oberen Stockwerkes liefern die Halswand des Archegoniums. Starkes Längenwachstum in Verbindung mit Teilungen erhöht noch die Zahl der Halswandzellen (Fig. 9). Außerdem beteiligt sich an der endgültigen Ausbildung der Halswand auch noch die Deckelzelle. Wir sahen, daß dieselbe nach ihrer Abschnürung, von oben betrachtet, dreieckige Gestalt besaß. Infolge der Entwicklung des Archegoniumhalses verändert sie aber sehr bald diese Gestalt und wird fünfeckig. Die nun in ihr erfolgenden Teilungsschritte sind folgende: Zunächst werden nacheinander zwei Teilungswände ausgebildet, die rechtwinklig zueinander stehen. Dadurch wird die Deckelzelle in vier, kreuzweise angeordnete Zellen zerlegt. Die folgenden Scheidewände gelangen nicht mehr in radiärer Richtung zur Ausbildung, sondern sind den früheren mehr oder weniger parallel. Im normalen Entwicklungsverlauf kommt es so zur Ausbildung von acht Zellen.

Die Zahl der Halswandzellen beträgt im Längsschnitt durch ein ausgewachsenes Archegonium auf einer Seite im Durchschnitt 16 bis 20.

Aus der Stielzelle, die durch den zweiten Teilungsschritt der jungen Archegoniumanlage gebildet wurde, entwickelt sich durch mehrfache Teilungen in verschiedener Richtung ein massiger Gewebekörper, ähnlich wie bei den Marchantiaceen [1]).

Verfolgen wir nun die Teilungsvorgänge im Archegonium selbst, so konstatieren wir folgende Verhältnisse.

Aus der Halskanalmutterzelle entstehen zunächst successive vier Halskanalzellen. Dieselben erfahren im Verlauf der Entwicklung eine Verdoppelung auf acht Zellen. Auch diese teilen sich wieder, so daß wir im ausgewachsenen Archegonium sechszehn Halskanalzellen vorfinden. Während der Bildung der acht Halskanalzellen beobachtet man im unteren Stockwerk, also in der sekundären Zentralzelle, die sich bis dahin langsam abgerundet hat, ebenfalls eine Teilung. Dieselbe führt zur Bildung einer kleineren Bauchkanalzelle und einer bedeutend größeren, rundlichen Eizelle.

Beim ausgewachsenen Archegonium von Treubia findet man ebenfalls eine Drehung des Halses um seine Achse, ähnlich derjenigen, welche Strasburger [2]) für Marchantia polymorpha und Bolleter [3]) für Fegatella conica festgestellt haben.

Hat das Archegonium von Treubia seinen höchsten Differenzierungsgrad erreicht, so beginnen die Vorbereitungen zur Öffnung. Eingeleitet werden dieselben durch Lösungsprozesse im Halskanal, wobei zunächst die trennenden Querwände zwischen den Halskanalzellen aufgelöst werden.

Die Seitenwände der Halskanalzellen verquellen zu einer schleimigen Gallerte. Das gleiche Schicksal ist auch der Bauchkanalzelle beschieden. Auch sie wird aufgelöst und von der, sich mehr und mehr abrundenden, Eizelle verdrängt.

Das Archegonium von Treubia insignis öffnet sich nicht mit der Regelmäßigkeit, welche bei Vertretern der Marchantiaceen beobachtet wurde; es stimmt in seiner Öffnungsweise mit den meisten Vertretern

1) Strasburger, E., Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung von Marchantia polymorpha. Jahrb. f. wiss. Botan. 1869—1870, Bd. VII, pag. 409—422.

2) Ders., l. c. pag. 417.

3) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 357.

der Jungermanniaceen überein [1]). Eine gesprengte Cuticula und vielfach zerrissene Zellen an der Spitze des Archegoniumhalses deuten darauf hin, daß das Öffnen gewaltsam erfolgt. Durch die Auflösung der Halskanal- und Bauchkanalzellen und die Verschleimung der Zellwände findet eine Volumenvergrößerung des Inhaltes statt. Das hat einen erhöhten Druck auf die umgebenden Partien des Archegoniumhalses zur Folge. Da der Druck in der Richtung der Achse, also auf die Deckelpartie, am stärksten ist, und anderwärts der Widerstand am größten ist, so erfolgt auch hier die Sprengung. Der axile Strang körniger Protoplasmamasse wird beim Öffnungsvorgange mit ausgestoßen. So entsteht ein offener, mit Schleim erfüllter Kanal, der zur Eizelle führt, womit den Spermatozoiden die Möglichkeit gegeben ist, zur Eizelle zu gelangen.

Dies ist die normale Entwicklung des Archegoniums von Treubia insignis. Vergleichen wir sie mit derjenigen anderer Jungermanniaceen, so können wir feststellen, daß sie in der Hauptsache dem Typus dieser Familie gleich oder doch sehr ähnlich ist. So stimmt Treubia in ihrer Archegoniumentwicklung z. B. mit Pellia und Fossombronia ziemlich überein. Von letzterer unterscheidet sie sich hauptsächlich durch die Zahl ihrer Halskanalzellen, die hier 16 beträgt, während für Fossombronia 8 festgestellt wurden.

Anomalien im Verlaufe der Archegoniumentwicklung sind -- wie die meisten Forscher, die sich mit dem Entwicklungsgange der Archegonien befaßt haben, feststellen konnten — keine Seltenheit. Meistens beziehen sie sich auf den Verlauf von Teilungswänden in der späteren Entwicklung des Archegoniums. Auch bei Treubia beobachtet man hin und wieder derartige Abweichungen. So kommt es vor, daß z. B. bei der Verdoppelung der Halskanalzellen die Teilung einzelner Zellen unterbleibt, und so das ausgewachsene Archegonium weniger als 16 Halskanalzellen führt. Ferner können Teilungswände mehr oder weniger schief verlaufen. Alle diese Abweichungen sind ziemlich unwesentlich und verändern die normale, dem Typus der Jungermanniaceen folgende Archegonentwicklung nur wenig. Auf etwas anderes möchte ich noch hinweisen. Oft findet man in den Archegoniumständen Gebilde, wie sie uns Fig. 6 *E—G* zeigen. Dieselben sind jungen Archegonien nicht unähnlich. In der weiteren Entwicklung aber entstehen aus ihnen Zellkörper, wie sie die Fig. 6 *F* u. *G* zeigen. Ich vermute, daß es

---

1) Janczewski, E., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Archegonien. Botan. Ztg. 1872, pag. 390—393.

junge Paraphysen sind, die ja in Archegonienständen neben den Archegonien ziemlich häufig vorkommen.

## IV. Der Sporophyt und seine Entwicklung.

Eine wichtige Rolle in der Beantwortung phylogenetischer und systematischer Fragen innerhalb der Lebermoose spielt bekanntlich der Sporophyt und seine Entwicklung. Es geht das schon aus den zahlreichen Untersuchungen hervor, die in dieser Richtung in den letzten Jahren ausgeführt worden sind. Gerade im Sporophyten bestehen innerhalb der einzelnen Gattungen weitgehende Unterschiede hinsichtlich Bau und Öffnungsweise der Kapsel, Bau und Ausbildung der Sporen, Elateren usw., so daß eine möglichst genaue Kenntnis dieser Dinge notwendig ist, um eine sichere Diagnose und Einordnung einer neuen Form ins System der Lebermoose vornehmen zu können. Treubia insignis ist ja immer noch ein strittiges Objekt in dieser Beziehung, wie wir aus den verschiedenen Auffassungsweisen von Goebel einerseits und Stephani andererseits wissen.

Über den Sporophyten von Treubia insignis liegt bis jetzt in der Literatur nur eine kurze Mitteilung vor, die Andreas[1]) auf Grund der Untersuchung eines einzigen, deformierten Sporogons von Treubia insignis machte. Goebel[2]) erwähnt den Sporophyten von Treubia insignis in Band II seiner Organographie der Pflanzen (l. c. pag. 266) und gibt auch eine ziemlich schematisch gehaltene Abbildung von ihm.

Da mir ein reichhaltiges Sporogonienmaterial zur Verfügung stand, habe ich speziell diesem Teile meiner Untersuchungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt, um, soweit als möglich, diese Verhältnisse bei Treubia insignis klarzulegen. Gelang es mir auch nicht, alle Stadien der Entwicklung lückenlos aufzufinden, so dürften meine Ergebnisse doch wichtige und wertvolle Beiträge zur Kenntnis dieses schönen Lebermooses darstellen.

Wir wollen uns zunächst mit der Morphologie des Sporogoniums von Treubia beschäftigen und dann auf den Verlauf der Sporogenese, Bildung und Teilung der Sporenmutterzellen, Bildung der Sporen und Elateren, eingehen.

Unter den zahlreichen Pflänzchen, welche Sporogonien trugen, fand ich auch nicht einen Fall, wo aus dem Winkel einer Dorsalschuppe

---

1) Andreas, J., Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoossporogons. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 201—202.

2) v. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil. Bryophyten, pag. 266, Fig. 166.

gleichzeitig zwei Sporogonien hervorgetreten wären. Von den zahlreichen Archegonien eines Standes entwickelt sich also in der Regel nur ein einziges zum Sporophyten. Alle übrigen degenerieren und werden von dem wachsenden Sporogonium verdrängt. Ob nur ein einziges Archegonium befruchtet wird, vermochte ich nicht zu entscheiden, da ich weder Spermatozoiden noch die Befruchtung selbst zu sehen bekam.

Nach der Befruchtung der Eizelle eines Archegoniums setzt bekanntlich mit der Entwicklung des Embryos auch ein intensives Wachstum der umgebenden Hülle ein. Letztere wird gebildet vom Archegoniumbauch und dem unteren Teile des Archegoniumhalses. Den übrigen Teil des Archegoniumhalses findet man oft neben degenerierten Archegonien als verkümmerte Anhängsel an der jungen Calyptra.

Die ersten Entwicklungsstadien des Sporogons sind mit bloßem Auge nicht sichtbar.

Man kann die erste Entwicklung bei genauem Zusehen an der langsam erfolgenden Stellungsänderung der Dorsalschuppe erkennen. Aus dem Kapitel II dieser Arbeit wissen wir, daß die Schuppe in normaler Stellung etwas geneigt ist. Entwickelt sich nun unter derselben ein Archegonium zum Sporogonium, so übt dasselbe von unten einen Druck gegen die Dorsalschuppe aus. Dieselbe wird mehr und mehr aus ihrer geneigten Stellung in eine senkrechte gedrängt. Vielfach wird dabei der zarte vordere Rand nach rückwärts umgebogen (Taf. III, Fig. 3 *a*). Bald wird dann auch das junge Sporogonium mit bloßem Auge sichtbar. Es tritt als etwa stecknadelkopfgroßes Wärzchen mit schuppig rauher Oberfläche in Erscheinung. Es verläßt langsam seine bisherige schützende Hülle. Die schuppige, rauhe Oberfläche der Calyptra erkennt man deutlich schon bei schwächerer Vergrößerung, etwa mit einer starken Lupe.

Die nächsten Entwicklungsvorgänge des jungen Sporogoniums bestehen in einer Streckung in Richtung seiner Längsachse. Aus dem anfänglich kugeligen Gebilde wird allmählich ein keulenförmiges. Während der Durchmesser in den unteren Partien des jungen Sporogoniums annähernd gleich ist, erfährt er an der Spitze eine Vergrößerung. Dieselbe wird hervorgerufen durch die Ausbildung der Sporogonkapsel. Ist eine Länge von ca. 1 cm erreicht, so sieht man auch noch am fixierten Material im oberen Teile der Calyptra die braune Sporenkapsel leicht durchschimmern. Der Sporophyt hat seinen Entwicklungsgang in der Hauptsache vollendet; denn Kapselwand, Sporen und Elateren sind auf diesem Stadium bereits ausgebildet.

Stellen wir uns einen Längsschnitt durch dieses Stadium her, so bekommen wir ein Bild, wie es uns Fig. 10 zeigt. Auf dem etwa 1 cm langen und 1 mm dicken, zarten Stiel, der mit seinem Fuß tief ins Gewebe des Stämmchens eingesenkt ist, sitzt die Sporenkapsel, die nicht, wie Andreas in der zitierten Arbeit angibt, von kugeliger Gestalt ist, sondern deutlich eine Differenz zwischen Längen- und Breitendurchmesser erkennen läßt. Ersterer beträgt im Durchschnitt 2 mm, mitunter auch etwas mehr, letzterer bleibt hinter 2 mm zurück. Daraus ergibt sich, daß die Gestalt der Sporenkapsel eine mehr oder weniger eiförmige ist. Am oberen Ende ist sie etwas zugespitzt.

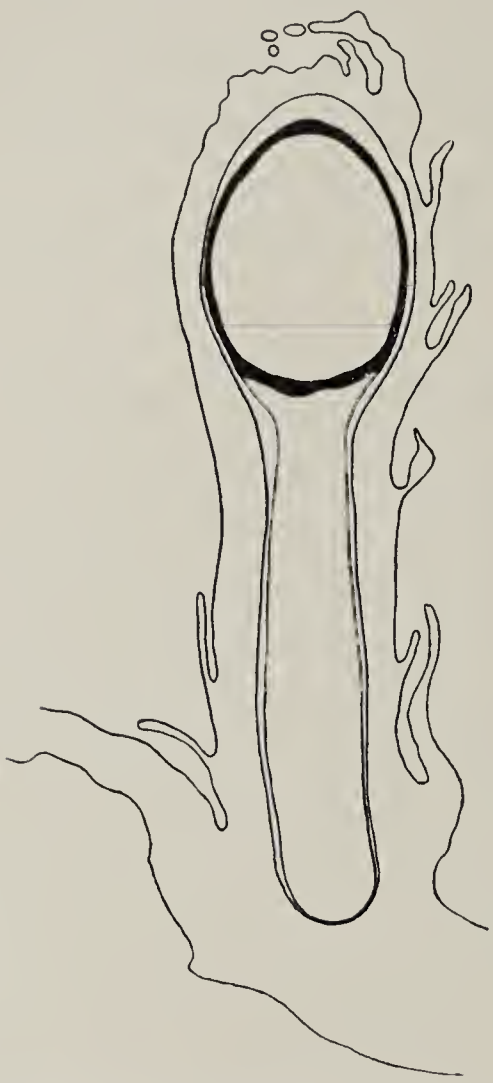


Fig. 10. Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium kurz vor der Sprengung der Calyptra. Vergr. 10 : 1.

Der Sporophyt ist auf diesem Stadium noch vollständig von der Calyptra umgeben, die ihm allerdings in der Entwicklung etwas vorausgeeilt ist. Während man nämlich auf jüngeren Stadien beobachtet, daß der Sporophyt sich mit seiner äußeren Oberfläche fast dicht an die Innenfläche der Calyptra anschmiegt, können wir jetzt einen Hohlraum zwischen beiden feststellen. Derselbe ist im Kapselteil etwas größer als im Stielteil. Am geringsten ist er in der Fußpartie.

Die Calyptra stellt auf diesem Stadium eine cylindrische, oben etwas erweiterte und vorläufig noch geschlossene Röhre dar. Die Wandung derselben besteht im unteren Teile aus etwa 10—14 Zellschichten; nach oben zu nimmt sie allmählich ab. Die innersten Zellschichten sind von plattenförmiger Gestalt, etwas zusammengedrückt und öfter zerrissen. Nach außen sind sie mehr und mehr normal entwickelt. Die Oberflächenzellen der Calyptra unterscheiden sich zum großen Teile durch ihre Größe und durch ihren — am fixierten Material gelblich erscheinenden — Inhalt von den übrigen Zellen des kalyptrogenen Gewebes. Bei diesen Zellen handelt es sich um Schleimzellen, die an der intensiven Schleimabsonderung, welche man am jungen Sporogonium konstatiert, stark beteiligt sind. Die übrigen Zellen der Calyptra sind charakterisiert durch das Vorhandensein von zahlreichen Chlorophyllkörnern, die reichlich Assimilationsstärke enthalten. Die Kerne dieser gametophytischen Zellen sind im Ruhestadium ziemlich klein und be-

sitzen nur einen Nukleolus. Sie unterscheiden sich dadurch wesentlich von denjenigen des sporogenen Gewebes, die auch im Ruhestadium viel größer sind und meist zwei Nukleoli besitzen.

Mehrfach fand ich auf jungen Entwicklungsstadien der Sporogonien im kalyptrogenen Gewebe Kernteilungsbilder. Durch Vergleichung zahlreicher Präparate gelang es mir auch die Zahl der Chromosomen festzustellen. Sie betrug wie in anderen Teilen des Gametophyten acht.

An der Außenseite der Calyptra beobachtet man vielfach Bildungen, die man als Schuppen bezeichnen kann. Sie geben der Calyptra, besonders in ihrem oberen Teile, das schuppig rauhe Aussehen. Diese Bildungen, die aus Oberflächenzellen der Calyptra hervorgehen, sind jedenfalls bei der Schleimbildung mit beteiligt. Man beobachtet nämlich an gefärbten Präparaten — sehr schön zeigen es die mit Bismarckbraun nachgefärbten Präparate —, daß das junge Sporogonium stets von einer gefärbten Zone umgeben ist, die am intensivsten im Winkel der schuppenartigen Wucherungen ist. Offenbar ist es Schleim, der das junge Sporogonium einhüllt. Macht man einen Längsschnitt durch eine alte, als Hülle am Grunde des Stieles zurückgebliebene Calyptra, so stellt man fest, daß auf diesem Stadium die Schleimabsonderung nicht mehr vorhanden ist. Das beweist, daß intensive Schleimabsonderung nur solange erfolgt, als der junge Sporophyt sich innerhalb der Calyptra im Stadium intensiven Wachstums befindet.

Auf dem in Fig. 10 dargestellten Stadium erkennt man schon die Tendenz des Sporophyten, seine bisherige Hülle zu durchbrechen. Noch besser zeigt uns das die Mikrophotographie Taf. V, Fig. 3. An der Spitze der Calyptra stellen wir hier auf der Innenseite eine ziemlich starke Einbuchtung fest, in die sich die zugespitzte Sporogonkapsel hineindrängt. Bald ist die Durchbrechung der Calyptra erfolgt und die Sporenkapsel tritt heraus.

Nunmehr konstatieren wir ein Wachstum nur noch im Stiel des Sporophyten. Derselbe ist bei Treubia insignis am reifen Sporogonium ca. 10 cm lang. Er schließt unmittelbar an die Kapsel mit einer geringen Verbreiterung an, wird dann eine kurze Strecke etwas schmäler (Fig. 10 und Taf. V, Fig. 4) und ist in seinem übrigen größeren Teile fast überall von gleicher Breite.

Er ist wasserhell und besteht im Durchmesser aus 14—18 Zellschichten, welche von zartwandigen Zellen gebildet werden. Dieselben sind jedoch nicht in allen Teilen des Stieles gleichmäßig ausgebildet. Man kann vielmehr einen deutlichen Unterschied zwischen den peripherischen und den zentralen Zellen feststellen. Erstere sind meist

niedrig, plattenförmig und bedeutend breiter als lang. Ihre Länge beträgt im Durchschnitt 30—35 $\mu$; die Breite 55—60 $\mu$. Die länglich-sechseckigen, säulenförmigen Innenzellen weisen dagegen einen durchschnittlichen Längendurchmesser von 70—80 $\mu$ auf. In der Breite sind derartige Größenunterschiede nicht zu konstatieren, höchstens sind die zentral gelagerten Zellen etwas größer als diejenigen zur Peripherie hin. Die aus zahlreichen plattenförmigen Zellen bestehende peripherische Schicht verleiht dem Stiel eine gewisse Festigkeit; die länglichen Innenzellen dagegen dienen der Stoffleitung.

Im Längsschnitt, wie auch im Querschnitt findet man in vielen peripherischen Zellen Ölabsonderung in Form einzelner großer und zahlreicher kleiner Tröpfchen, die sich durch ihre gelbliche Farbe und die starke Lichtbrechung vom übrigen Inhalt der Zellen deutlich abheben (Fig. 11 *A* u. *B*).

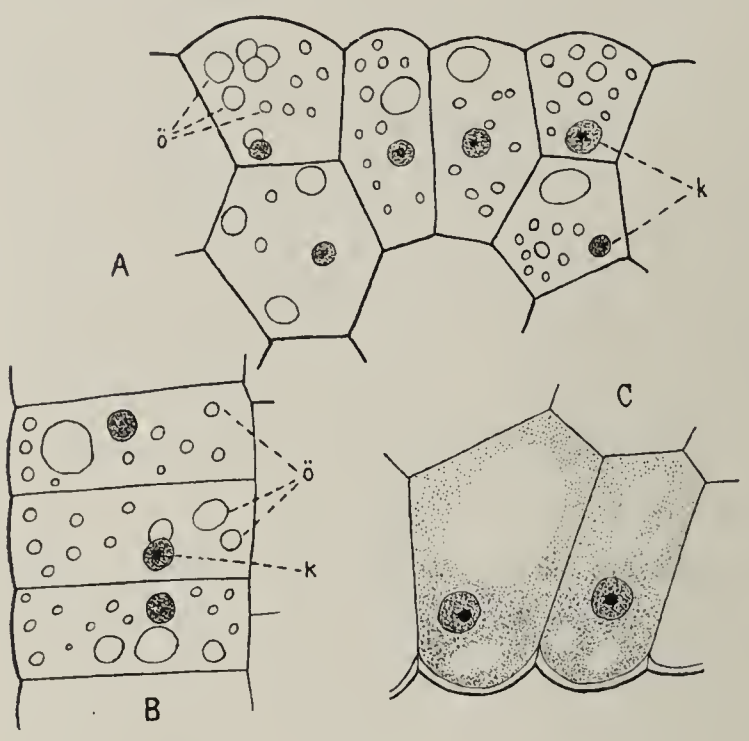



Fig. 11. Partien aus dem Gewebe des Sporogonstieles. *A* u. *B* peripherische Stielzellen im Quer- und Längsschnitt. *C* Fußzellen. Vergr. 263 : 1.

Nach unten geht der Stiel des Sporogoniums unmerklich über in den Fuß desselben, der sich tief in das Gewebe des Stämmchens fortsetzt (Fig. 10 u. Taf. V, Fig. 2). Er ist nur auf jüngeren Stadien erheblich breiter als der Stiel; auf älteren Stadien verschwindet diese Größendifferenz mehr und mehr. Die Zellen des Fußes sind dicht mit Inhalt erfüllt. Die peripherischen Fußzellen sind charakterisiert durch die papillenartige Vorwölbung ihrer äußeren Wand. Der Kern ist meist der äußeren Wand genähert. Die Funktion dieser haustorienartigen Fußzellen besteht in der Nahrungsaufnahme aus dem Gametophyten.

Das Stämmchengewebe erfährt in dieser Zone ebenfalls eine Veränderung; denn es wird durch Ausbildung zahlreicher papillenförmiger Zellen zu einem charakteristischen, der Stoffabgabe dienenden Gewebe. Seine Zellen geben die flüssigen Nahrungsstoffe in den Zwischenraum, der sich zwischen ihnen und den Fußzellen befindet, ab. Von hier werden diese Stoffe von den Fußzellen aufgenommen und den Stielzellen zur Weiterleitung übergeben.

Verbindungen zwischen Sporophyt und Gametophyt von Treubia insignis durch Plasmodesmen, wie sie anderweitig zwischen dem Parasiten und seinem Wirt beobachtet wurden, fehlen hier vollkommen. Daß der fragliche Zwischenraum von einer substanzreichen Flüssigkeit erfüllt ist, erkennt man schon daraus, daß sich diese Zone stets mitfärbt.

Von jüngsten Entwicklungsstadien des Sporophyten bekam ich nur etwa 16—20zellige Embryonen zu sehen. Leider waren diese noch geschrumpft und teilweise degeneriert, so daß sie ein Studium der ersten Teilungsvorgänge, die der Befruchtung der Eizelle nachfolgen, nicht gestatteten. Wenn das junge Sporogonium mit bloßem Auge als kleines kugeliges Gebilde im Winkel der Dorsalschuppen zu erkennen ist, zeigt es meist schon eine Differenzierung in Fuß, Stiel und Kapsel. Es ist wohl anzunehmen, daß die ersten Teilungsschritte nach der Befruchtung der Eizelle, welche ja innerhalb großer Gruppen der Lebermoose ziemlich gleichartig verlaufen, bei Treubia insignis nach dem für die Jungermanniaceen beschriebenen Typus vor sich gehen. Derselbe ist in seinen Hauptzügen folgender[1]):

Die befruchtete Eizelle teilt sich zunächst durch eine Querwand in zwei ungleiche Hälften, von denen die untere den Sporogoniumfuß liefert, während aus der oberen Kapsel und Stiel hervorgehen. In der oberen Zelle entstehen durch senkrecht zueinander stehende Längswände vier Kugeloktanten ähnliche Zellen, die ihrerseits wieder durch Ausbildung horizontaler Wände plattenförmige Stockwerke nach unten abgliedern. Aus deren unterer Partie geht der Sporogoniumstiel hervor, während der obere Rest der Stockwerke mit den Kugeloktanten die Sporogonkapsel bildet. Aus dieser entstehen dann durch Ausbildung perikliner Wände Kapselwand und Archespor.

Die jüngsten, gut ausgebildeten Sporophyten, welche ich zu Gesicht bekam, zeigten bereits alle eine derartige Differenzierung. Nicht unerwähnt lassen möchte ich, daß man in der Form des Sporophyten auf diesem Stadium zweierlei Typen unterscheiden kann, einen breiten, verhältnismäßig kurzen und einen schmalen, gestreckten Typus, ähnlich denjenigen, die von Meyer[2]) bei Corsinia marchantioides beobachtet

---

1) Kienitz-Gerloff, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogoniums. Diss., Berlin 1873. — Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung der Lebermoossporogonien. Botan. Ztg. 1874, pag. 199. — Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogoniums. Botan. Ztg. 1875, pag. 781.

2) Meyer, K., Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou 1911, Nr. 1—3, pag. 272.

wurden. Hinsichtlich der Beurteilung dieser Erscheinung stimme ich vollkommen mit Meyer überein, der die Annahme vertritt, daß es sich nur um verschiedene Jugendformen handelt; denn ich fand in älteren Stadien derartige Formenunterschiede nicht mehr.

Ich will nun zunächst Bau und Entwicklung der Kapselwand schildern, um dann im Zusammenhang auf die Differenzierung des Archespors und die Ausbildung von Sporen und Elateren einzugehen.

Schon auf den oben erwähnten Jugendstadien des Sporophyten erkennt man im Kapselteil eine Differenzierung in Wand und sporogenen Komplex. Beide heben sich an gefärbten Präparaten deutlich voneinander ab. Der Wandteil der Kapsel ist bedeutend schwächer gefärbt als der sporogene Komplex. Die Wand besteht auf diesem Entwick-

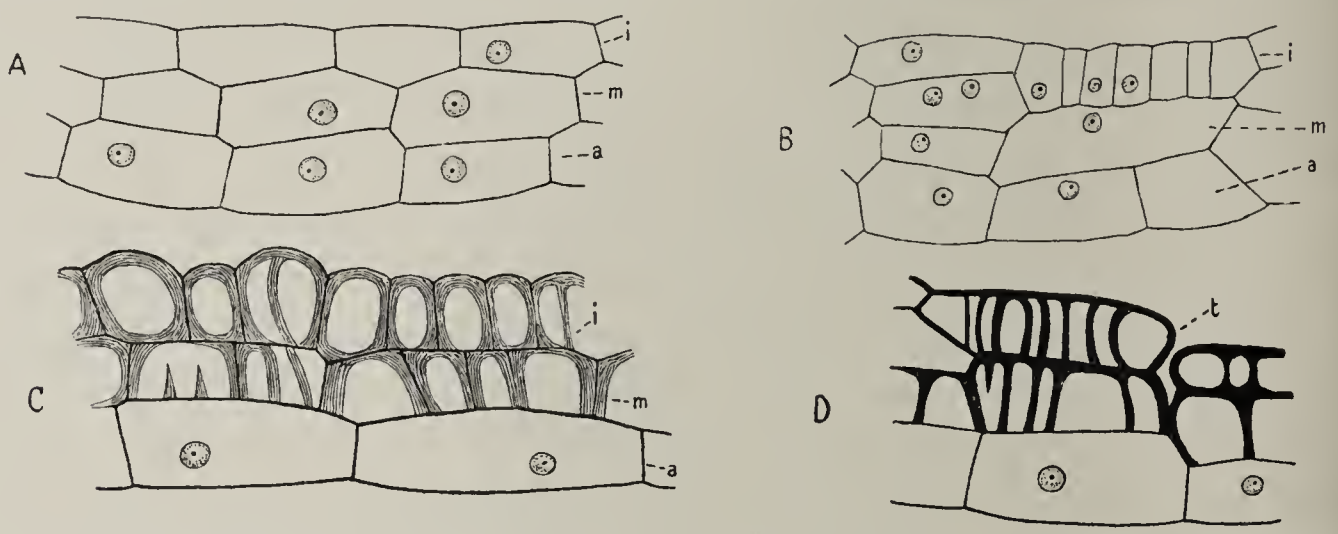



Fig. 12. Einige Partien aus der Wand der Sporogonkapsel in verschiedenen Altersstadien. Vergr. 157 : 1.

lungsstadium in ihren seitlichen Teilen aus drei Zellschichten mit Zellen von ziemlich gleichartigem Bau; sie stimmen in Ausbildung der Membranen und in ihrem Inhalt noch fast vollkommen überein (Fig. 12 *A*). Gegen die Spitze zu wird die Wand vierschichtig; an der Spitze selbst ist sie oft fünf- bis sechsschichtig (Taf. V, Fig. 3). Ebenso tritt eine Mehrschichtigkeit in den basalen Partien auf. Sie geht nach unten unvermittelt in das Gewebe des Stieles über; eine Grenze ist auf diesem Stadium nicht zu erkennen.

Die ersten Veränderungen treten in den Wandzellen auf, wenn die Sporenmutterzellen sich aus dem Verbande zu lösen beginnen. Während die peripherische Wandschicht vollkommen unverändert bleibt, finden in den inneren Schichten, hauptsächlich in der an den sporogenen Komplex angrenzenden Zellschicht, noch Teilungen statt (Fig. 12 *B*). Neben Unterschieden in Form und Größe lassen die Zellen

der Kapselwand auch eine verschiedene Membranbildung erkennen. Die äußere, peripherische Wandschicht bleibt auch in der Folge unverändert. Ihre großen, plattenförmigen Zellen haben eine durchschnittliche Länge von 75—80 $\mu$ und eine Breite von 30—36 $\mu$; die Membranen sind ziemlich zart, etwa wie diejenigen des vegetativen Gewebes. Der Inhalt dieser Zellen zeigt zahlreiche Chlorophyllkörner, in denen sich primäre Stärke in Form zahlreicher Körnchen leicht nachweisen läßt. Das deutet darauf hin, daß dieser Teil der Sporogonkapselwand von Treubia insignis in der Lage ist, selbständig zu assimilieren, wie dies ja in ausgeprägter Weise bei den Anthoceroteen und den Laubmoosen der Fall ist.

Durch die bereits erwähnten Teilungen in den inneren Schichten der Kapselwand werden die ursprünglich gestreckten, plattenförmigen Zellen sekundär in mehrere kleinere Zellen zerlegt. Schon dadurch wird eine größere Resistenz der Wand erreicht. Als weiteres Moment in dieser Hinsicht sind die Wandverdickungen in den inneren Zellschichten zu erwähnen. Es kommt hier zur Ausbildung besonderer Verdickungsformen, als: Leisten, Halbringfasern, Ganzringfasern und Spiralbänder. Die erste Anlage einer Verdickung tritt auf, wenn sich im sporogenen Gewebe die Sporenmutterzellen aus dem Verbande zu lösen beginnen. Als erstes Anzeichen der Entstehung obiger Verdickungsformen erkennt man kleine Zacken oder Zäpfchen, die ins Lumen der Zelle hineinragen. Leisten, Halb- und Ganzringverdickungen sind fertig ausgebildet, wenn die Sporen sich aus dem Tetradenverbande zu lösen beginnen.

Dann haben wir bei Treubia die ausgebildete Kapselwand, wie sie von Andreas kurz beschrieben worden ist, vor uns. Nicht alle Zellen der verdickten Wandschichten sind vollkommen gleichartig. Vielmehr konstatiert man, daß in den peripherischen Zellen, deren plattenförmiger Charakter auch nach Ausbildung der Verdickungen noch zu erkennen ist, die Verdickungsfasern kürzer und gedrungener sind als in den breiteren Zellen von Spitze und Basis, deren Verdickungsleisten länger und schmäler sind. Halbringe finden sich in der Hauptsache in der äußeren Verdickungsschicht. Sie werden quer zur Längsachse der Zelle angelegt. Die unverdickte Partie dieser Halbringfasern (Fig. 12 *C*) kommt nach außen an die unverdickte Zellschicht zu liegen.

Ganzringe gelangen hauptsächlich in der an den Sporenraum angrenzenden Schicht zur Ausbildung. Die Beobachtung von Andreas, daß die Ringe nicht in allen ihren Teilen vollkommen gleichmäßig aus-

gebildet seien, fand ich durch meine Untersuchungen bestätigt. Die weniger verdickte Partie der Verdickungsringe liegt nach außen. Verdickungsleisten finden sich meist an der Spitze der Kapselwand und in ihrem basalen Teil. Mitunter gelangen sie auch in der Zwischenschicht zur Ausbildung.

In der inneren Schicht treten dann an Stelle der Ganzringe öfters Spiralbänder auf. Besonders häufig und gut ausgebildet sind dieselben in den Schläuchen, welche der Innenschicht anliegen. Die Angaben von Andreas, der schreibt[1]): „Der Wand ansitzend fanden sich stellenweise kurze, dicke Schläuche mit spiralig verdickten Wandungen, die der Länge nach der Wand anlagen. Auch am Boden des Sporogons findet man einzelne derartige Zellen, welche in den Sporenraum hineinragen", bedarf der Berichtigung und Ergänzung.

Neben den kurzen dicken Schläuchen kommen noch ziemlich zahlreich solche vor, welche an ihrem freien Ende wenigstens lang und dünn sind. Sie haben in diesem Teile große Ähnlichkeit mit den Elateren.

Die Zellen des sporogenen Komplexes sind im jungen Sporogonium ziemlich groß und von polygonaler Gestalt. Die rundliche Form der Kapsel hat zur Folge, daß die prosenchymatische Einkeilung eine sehr geringe ist, jedenfalls niemals so ausgeprägt vorkommt, wie es bei Vertretern der Marchantiaceen[2]) beobachtet wurde.

Die Kerne der Archesporzellen sind ebenfalls von beträchtlicher Größe. Sie unterscheiden sich dadurch deutlich von denjenigen des Gametophyten. Sie besitzen meist zwei, an gefärbten Präparaten sehr deutlich tingierte, Nucleoli. Die Kernwand ist deutlich sichtbar; sie bleibt es auch im Teilungsverlauf bis zur Ausbildung der Chromosomen (Taf. IV, Fig. 2).

Centrosomen vermochte ich auf diesem Stadium nicht festzustellen. Es dürfte das, für den Fall, daß sie überhaupt vorhanden sind, infolge des körnigen Protoplasmas der Archesporzellen außerordentlich schwer sein, wenn nicht gar unmöglich. Die Verhältnisse liegen also hier ganz ähnlich wie bei Fossombronia, wovon Farmer[3]) schreibt: „If the

---

1) Andreas, J., Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoossporogons. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 202.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 364, Fig. 11 B.

3) Farmer, J. B., On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Ann. of Botany, Vol. IX, pag. 470.

centrosomes exist as such, they would be very difficult to distinguish from the other granules of the cytoplasm."

Beginnen sich die Kerne der Archesporzellen zu teilen, so beobachtet man, daß sich allmählich die derben Chromatinstücke bilden, die noch durch feine Lininbrücken miteinander verbunden sind. Diese werden im weiteren Verlauf immer dicker und führen schließlich zu geraden oder gebogenen Chromatinstäbchen, die vorläufig noch keine bestimmte Anordnung zeigen (Taf. IV, Fig. 2). Während dieses Bildungsvorganges ist auch die Spindel entstanden. Nunmehr beginnen sich die Chromosomen in der Äquatorialplatte anzuordnen, wobei sie gleichzeitig fast alle mehr oder weniger hufeisenförmige Gestalt annehmen. Die Chromosomen sind in der Äquatorialplatte meist peripherisch angeordnet, was uns sehr schön Fig. 3 auf Taf. IV zeigt, die eine Ansicht vom Spindelpol darstellt. Auch in dieser Beziehung stimmt also Treubia mit Fossombronia überein, wo die Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte die gleiche ist. Auch die Entstehung der Spindel erfolgt analog derjenigen von Fossombronia. Wie dort, so erfolgt auch hier ihre Bildung offenbar sehr rasch. Plötzlich bietet sie sich vollkommen ausgebildet dem Auge des Beobachters dar. Die ziemlich großen, hufeisenförmigen Chromosomen spalten sich in der Äquatorialplatte der Länge nach. Dadurch kommt es zur Bildung der Tochterchromosomen. Um die Zahl der Chromosomen festzustellen, zählte ich dieselben in vielen Monaster- und Diasterstadien. Es ging hervor, daß die Zellen des sporogenen Gewebes 16 Chromosomen besitzen. Die diploide Zahl 16 wurde dann als richtig bestätigt, als es gelang, im Gewebe des Gametophyten Kernteilungsbilder mit 8 Chromosomen aufzufinden.

Treubia stimmt also in der Zahl ihrer Chromosomen mit anderen Vertretern der Jungermanniaceen; Pallavicinia [1]), Fossombronia [2]) überein, bei denen als haploide und diploide Chromosomenzahlen ebenfalls 8 und 16 festgestellt wurden.

Für Fossombronia vertritt Farmer die Auffassung, daß die Bewegung der Tochterchromosomen zu den Polen eine passive sei; denn er schreibt pag. 472:

"There is a sheaf of fibres commonly attached to each daughter-chromosome, and the whole process of the separation of the daughter-

---

1) Moore, A. C., Sporogenesis in Pallavicinia. Botan. Gaz. 1905, Vol. XL, p. 81 ff.

2) Farmer, J. B., On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Ann. of Botany, Vol. IX, pag. 472.

chromosomes is such as to suggest a passive 'roping up' to the poles, rather than any spontaneous movement on the part of the chromosomes themselves."

An den Polen findet rasch die Bildung der Tochterkerne statt, die sich sehr frühzeitig mit einer Membran umgeben. Gleichzeitig mit der Entstehung der Kernwand um die Tochterkerne treten die Anzeichen einer Bildung der Zellplatte in normaler Weise auf.

In Fig. 1 auf Taf. IV ist eine Partie aus jungem sporogenem Gewebe zur Abbildung gebracht. Wir sehen hier vier Zellen von fast vollkommen gleichem Bau. Größe und Struktur der Kerne zeigen an, daß sie eben im Begriff sind, in das Stadium der Kernteilung einzutreten. Es sind dies Ursporenmutterzellen. Daneben befindet sich eine Zelle, deren Kern die ursprüngliche Form verloren hat und dessen Inhalt weniger dicht ist. Plasma und Kern weisen die Symptome einer fortschreitenden Degeneration auf, die zur Auflösung von beiden führt. Es ist eine steril bleibende Zelle des sporogenen Gewebes.

Die Zelle *E* unterscheidet sich von den übrigen Zellen dadurch, daß der Kern etwas gestreckt ist. Wir gehen nicht fehl, wenn wir in ihr eine junge Elaterenzelle erblicken.

Auf einem etwas älteren Stadium (Taf. V, Fig. 5) treten die oben angedeuteten Unterschiede wesentlich deutlicher hervor.

Nach der endgültigen Ausbildung des Archespors beginnt die Lockerung des Zellverbandes, die zum Freiwerden der Elaterenzellen und der Sporenmutterzellen führt. Eingeleitet wird dieselbe durch Auflösung einiger steriler Zellen. Dadurch entstehen im sporogenen Gewebe zunächst Hohlräume, welche den sich weiter entwickelnden Sporenmutterzellen und Elaterenzellen eine Vergrößerung und Formveränderung gestatten. Ob die sterilen Zellen, welche zur Auflösung gelangen, im Archespor von Treubia insignis, wie bei anderen Lebermoosen, als Nährzellen funktionieren, konnte ich nicht ermitteln. Die Lockerung des Verbandes zwischen den Sporenmutterzellen setzt an den Ecken derselben ein. Hier trennen sich ihre Membranen zunächst etwas voneinander. Gleichzeitig ist hiermit eine Abrundung der Ecken verbunden. Die Abrundung der Sporenmutterzellen schreitet immer weiter fort. Bald ist ihre Isolierung und gleichzeitig damit die vollkommene Abrundung erfolgt (Taf. IV, Fig. 6). Auch die Elaterenzellen haben sich unterdessen ihrer späteren typischen Gestalt genähert. Sie lösen sich ebenfalls vollkommen aus dem Verbande los.

Ihre Länge beträgt auf diesem Stadium 45—60 $\mu$, ihre Breite 8—12 $\mu$. Die Streckung ist bereits beträchtlich, hauptsächlich an den Enden. Der Kern ist in diesen jungen Elaterenzellen meist zentral gelagert und ebenfalls stark gestreckt. Das Cytoplasma der Zelle ist um den Kern herum etwas dichter als in den übrigen Partien.

Wir wollen gleich die weitere Entwicklung der Elaterenzellen verfolgen, um dann auf die Teilungsvorgänge in der Sporenmutterzelle und die Ausbildung der Sporen einzugehen. Während der Ausbildung der Sporentetraden erfolgt in den Elaterenzellen, die sich inzwischen immer mehr gestreckt haben, die Anlegung der Spiralbänder (Taf. IV, Fig. 13). Die erste Andeutung der spiraligen Membranverdickungen im Elaterenschlauch zeigt sich durch eine spiralbandähnliche Anordnung des Protoplasmas an, sobald die Elaterenzelle ungefähr ihre definitive Länge erreicht hat.

In dem auf diesem Stadium sehr langgestreckten Kern sieht man ein feines Netz anastomosierender Fäden (Taf. IV, Fig. 13). Ebenso ist noch ein Kernkörperchen vorhanden. Ob der Kern dieser Elaterenzelle nur einen Nukleolus besaß — gewöhnlich besitzen auch die Elaterenzellen zwei Nukleoli im Nukleus —, oder ob bereits einer von beiden aufgelöst wurde, war nicht zu entscheiden. In der weiteren Entwicklung der Elatere wird dann die Anhäufung des Protoplasmas auf einer spiraligen Linie immer deutlicher. Sie führt endlich zur Ausbildung eines doppelten Spiralbandes in der reifen Elatere. In diesem Entwicklungsvorgange haben wir ein Analogon zur Bildung der Wandverdickungen in der Kapselwand.

Die ausgewachsene Elatere präsentiert sich nun als ein in der mittleren Partie etwas verbreiterter Schlauch, in dem kein Inhalt mehr zu erkennen ist (Taf. IV, Fig. 14 u. 15). Dagegen zeigt sich deutlich das doppelte Spiralband, das an den abgerundeten Ecken der Elatere kleine Ösen bildet. Die Länge einer normalen Elatere beträgt im Durchschnitt 1,25 mm; die Breite in der Mitte 7—8 $\mu$, an den Enden 4—6 $\mu$. Die Spiralbandverdickungen sind ebenfalls in der Mitte breiter. Messungen ergaben folgende Zahlen:

| | | |
|---|---|---|
| Breite der Verdickung | in der Mitte | 2,5—3,5 $\mu$, |
| „ „ „ | an den Enden | 1,5—2 $\mu$. |

Ferner stellt man bei Betrachtung einer ganzen Elatere fest, daß die Windungen in der Mitte zahlreicher, aber weniger steil sind als in den Endpartien.

Erwähnen will ich noch, daß sich in der reifen Sporogonkapsel oft die der Wand ansitzenden kurzen Schläuche losgelöst im Sporenraum verteilt vorfinden. Da sie den Elateren von Fossombronia Lützelburgiana [1]) nicht unähnlich sind, so könnte auch in diesen Schläuchen leicht ein besonderer Elaterentypus erblickt werden.

Abweichende Ausbildungsformen und Verzweigungen, wie sie Bolleter [2]) bei Fegatella conica beobachtete, fand ich bei Treubia nicht.

Über die Funktion der Lebermooselateren hat uns Goebel [3]) in einer zusammenfassenden Arbeit orientiert. Nach seiner Auffassung haben die Elateren der Lebermoose im Verlauf ihrer Entwicklung zwei Funktionen zu übernehmen. Der jungen, lebenden Elaterenzelle kommt die primäre Funktion der Stoffleitung zu, wozu sie infolge der meist langgestreckten Gestalt innerhalb des sporogenen Gewebes besonders geeignet ist (Taf. IV, Fig. 12). Sekundär beteiligen sich dann die Elaterenzellen nach ihrer Ausbildung zur Elatere an der Ausstreuung der Sporen. Zu dieser zweiten Funktion werden sie durch Ausbildung der spiraligen Verdickungen geeignet gemacht.

Die Elatere ist bekanntlich eine tote Zelle; denn Kern und Inhalt sind verschwunden, sie ist zu einem Mechanismus geworden. Welcher Art dieser Mechanismus ist, darüber orientieren uns die Untersuchungen von Kamerling [4]), der Vertreter der Marchantiaceen und Jungermanniaceen untersuchte. Er stellte fest, daß für die Funktion der Sporenausstreuung durch die Elateren bei Vertretern obiger Familien ein Kohäsionsmechanismus in Frage kommt. Derselbe beruht darauf, daß bei Wasserverlust die unverdickten Membranpartien nach innen gesaugt werden, wodurch die Verdickungen näher aneinander gebracht werden. Durch Kohäsion wird die Spirale allmählich auf ein Maximum der Spannkraft gebracht. Durch rasches Zurückschnellen bei der Auslösung der Spannung kommt dann die schleudernde oder fortspringende Be-

---

1) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien. XV. Die Homologie der Antheridien- und der Archegonienhüllen bei den Lebermoosen. Flora, N. F. Bd. V, Heft 1. pag. 54, Fig. 1 B.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl., Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 366 u. 367, Fig. 12 C.

3) v. Goebel, K., Über Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Flora 1895, Bd. LXXX, Heft 1, pag. 34.

4) Kamerling, Z., Der Bewegungsmechanismus der Lebermooselateren. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 159 ff.

wegung der Elateren zustande, welche sich natürlich auch auf die benachbarten Sporen überträgt.

Haben sich die Sporenmutterzellen vollkommen aus dem Verbande des sporogenen Gewebes isoliert, so vergrößern sie sich noch etwas und runden sich vollkommen ab. Die auf diesem Stadium etwa 20—30 $\mu$ im Durchmesser messende Sporenmutterzelle ist fast sphärisch; ziemlich dicht mit Cytoplasma und dem großen Kern erfüllt (Taf. IV, Fig. 6). Später nimmt sie noch an Volumen zu, wobei sie aber ihre ursprünglich sphärische Gestalt wieder einbüßt; sie wird nämlich deutlich lappig. Auch der Kern erfährt eine ähnliche Gestaltsveränderung. In der lappigen Gestalt von Zelle und Kern haben wir die ersten Anzeichen der beginnenden Tetradenteilung zu erblicken.

Leider hatte ich von diesem Stadium nur ganz wenig Material zur Verfügung — drei Sporogonien —, so daß es mir nicht gelang, den genauen Verlauf der Teilungsvorgänge in der Sporenmutterzelle zu verfolgen. Ich mußte mich vielmehr darauf beschränken, die gewonnenen Ergebnisse mit denjenigen anderer Forscher an nahe verwandten Jungermanniaceen zu vergleichen, und auf Grund dieses Vergleiches Rückschlüsse auf den Verlauf der Tetradenteilung bei Treubia insignis zu ziehen.

Aus den eingehenden cytologischen Untersuchungen, welche von Farmer[1]) und Moore[2]) hauptsächlich an Vertretern der Gattung Pallavicinia vorgenommen wurden, geht hervor, daß das Studium der Tetradenteilung bei diesen Jungermanniaceen außerordentlich erschwert wird durch den raschen Verlauf der Mitosen einerseits, sowie durch die Abhängigkeit von einer geeigneten Fixierung andererseits[3]). Gelang

1) Farmer, J. B., Spore-Formation and Karyokinesis in Hepaticae, pag. 363—365. — On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae. Ann. of Botany 1895, Vol. IX, pag. 469—523.

2) Moore, A. C., Sporogenesis in Pallavicinia. Botanical-Gazette 1905, Vol. XL, pag. 81—96.

3) In einem Streit, der sich zwischen Farmer und Moore über die Teilungsvorgänge in der Sporenmutterzelle von zwei Vertretern der Gattung Pallavicinia entsponnen hat, weist Farmer darauf hin, daß die Fixierung des Materials zur richtigen Erkennung und Beurteilung der Verhältnisse von außerordentlicher Wichtigkeit ist. Er schreibt darüber (Botan. Gazette 1906, Vol. XLI, pag. 68): "One feels a little difficulty in repressing a suspicion as to the successful fixation of his material, a suspicion not dispelled by the further contemplation of figs. 12 and 13. They so faithfully depict preparations I have myself very often obtained when the fixation had been imperfect. It is, of course, easy in these plants to secure admirable preparations of the stages preceding and following on the maiotic divisions,

es diesen beiden Forschern nicht, trotzdem sie reichlich Material zur Verfügung hatten, den Verlauf der Tetradenteilung bei den von ihnen untersuchten Pallavicinia-Arten vollkommen sicher nachzuweisen, so konnte ich, mit meinem sehr geringen Material dieses Stadiums, bei Treubia insignis noch weniger auf eine Klärung der Verhältnisse hoffen. Was ich an Hand meiner Präparate für Treubia insignis feststellen konnte, soll im folgenden ausgeführt werden.

Die ersten, bereits geschilderten Veränderungen, welche die Sporenmutterzelle von Treubia insignis bei beginnender Tetradenteilung erfährt, stimmen also vollkommen mit dem Verhalten anderer Jungermanniaceen, speziell mit Pallavicinia, überein. Centrosomen, welche nach den Untersuchungen von Moore bald nach dem Lappigwerden des Kernes an seiner Peripherie auftreten sollen, vermochte ich bei Treubia insignis nicht zu beobachten. Als weiteres Entwicklungsstadium fand ich dann Verhältnisse, wie sie auf Taf. IV, Fig. 7 zur Darstellung gebracht sind. In der deutlich gelappten Sporenmutterzelle sieht man, zentral gelagert, die chromatische Substanz des Kernes in größere oder kleinere Klumpen zerteilt. Die Anordnung dieser Klumpen läßt die Tendenz erkennen, sich auf die verschiedenen Lappen der Sporenmutterzellen zu verteilen. Daß sich die chromatische Substanz in gleichen Mengenverhältnissen auf die vier Lappen der Tetrade verteilt, zeigt uns Fig. 8 auf Taf. IV. Hier sehen wir an jedem Lappen acht deutliche Chromatinstücke. Das in Fig. 8 auf Taf. IV abgebildete Stadium stellt also zweifellos den Abschluß der Tetradenteilung dar. Die Tatsache, daß an allen Polen noch gleiche Kernteilungsstadien sichtbar sind, könnte dazu verleiten, an eine gleichzeitige Teilung des Sporenmutterkernes in vier Tochterkerne zu glauben.

Die Verhältnisse sind aber, wie sich aus den Untersuchungen von Farmer und Moore ergibt, derart kompliziert und schwer unterscheidbar, daß ich es nicht wagen kann, eine Entscheidung zu treffen. Ich muß mich für diese Untersuchung damit begnügen, die vorhandene Tatsache festzustellen.

---

but I am sure Mr. Moore will agree with me as to the great difficulty encountered in successfully fixing the cell contents at this critical period. Personally, I have not found chromacetic acid (the fixative used by him) very successful, but obtained far better results with Flemming's solution and, if due precautions are taken, with acetic alkohol. The latter, in particular, has yielded results of especial excellence, owing partly, no doubt, to the relative rapidity with which it traverses the somewhat impervious cell wall." In diesen Mitteilungen Farmer's fand ich auch eine Erklärung für das Versagen der Färbungsmethoden in der Tetradenteilung meines Materials, das ebenfalls mit Chromessigsäure fixiert war.

Spindelfiguren bekam ich im Tetradenstadium nie zu sehen. Moore[1]) bringt das Entstehen der Spindelfasern in Beziehung zur verschwindenden Kernmembran.

Die nächsten Entwicklungsstadien, welche ich bei meiner Untersuchung erhielt, zeigten alle bereits die Tetradenzellen durch Zellwände voneinander getrennt. In den einzelnen Zellen haben sich dann auch schon die Kerne gebildet. Wir haben nun die Sporenzelle im jüngsten Stadium ihrer Entwicklung vor uns. Nach erfolgter Tetradenteilung, d. h. dann, wenn sich die „Spezialzellen“[2]) gebildet haben (Taf. IV, Fig. 9), beginnt deren Ausbildung zu Sporen. Eingeleitet wird sie durch die Ausbildung einer äußeren Wand, des Exosporiums. Da die Spezialzellen noch im Verbande stehen, wenn die Anlegung des Exospors bereits eingesetzt hat, so erfolgt dessen Bildung zunächst nur an der Peripherie der Tetrade. Hier zeigen sich zuerst zapfenartige Verdickungen, welche außen von einer dünnen Wand, der alten Sporenmutterzellwand, überzogen werden. Über das weitere Schicksal dieser Wand vermochte ich nichts zu ermitteln. Ich vermute, daß sie resorbiert wird; denn Anzeichen dafür, daß sie in ihrer Gesamtheit oder stückweise abgestoßen wird, finden sich nicht. Die Kerne sind auf diesem Stadium noch verhältnismäßig groß und zeigen neben einem feinen Liningerüst einige (drei, vier und mehr) stark tingierte Körperchen (Taf. IV, Fig. 9 u. 10).

Ähnliches fand K. Meyer[3]) auch bei Corsinia marchantioides. Er beobachtete in einigen Fällen sogar, daß mehrere dieser Körnchen miteinander verschmelzen und dann den Eindruck eines Nukleolus machen.

Das Cytoplasma ist um die Kerne herum etwas dichter als in den peripherischen Partien, woselbst man eine leichte Vakuolisierung feststellen kann.

Die Isolierung der Spezialzellen aus dem Tetradenverbande wird dadurch eingeleitet, daß sich die Wände zwischen ihnen der Länge nach spalten. Beide Teilmembranen trennen sich dann etwas voneinander. Ferner bildet sich durch Abrundung der Ecken im Zentrum der Tetrade ein kleiner Hohlraum heraus (Taf. IV, Fig. 10).

Die frei gewordenen jungen Sporen lassen die Form der Spezialzellen noch mehr oder weniger deutlich erkennen. Sie beginnen nun

---

1) Moore, A. C., Sporogenesis in Pallavicinia. Botanical Gazette 1905, Vol. XL, pag. 88.

2) Hannig, E., Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora 1911, Bd. CII, pag. 222.

3) Meyer, K., Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou 1911, No. 1—3, pag. 283.

auch mit der Ausbildung des Exospors an den bisher unverdickt gebliebenen Wänden.

Die ausgewachsene Spore ist von ovaler oder sphärischer Gestalt. Daraus geht hervor, daß sich die jungen Sporen nach Auflösung des Tetradenverbandes noch ziemlich stark abrunden müssen. Ihre Wand besteht aus zwei deutlich unterscheidbaren Schichten. Man erkennt ein äußeres Exospor und ein inneres Endospor. Beide bestehen, wie die Reaktion mit Chlorzinkjod gut erkennen läßt, nicht aus der gleichen Substanz. Das Endospor zeigt durch seine Färbung an, daß es aus Zellulose besteht. Beim Exospor bleibt die typische Zellulosereaktion aus.

Nach den Untersuchungen von Leitgeb [1]) setzt sich das Exospor der Lebermoosspore wiederum aus zwei Schichten zusammen, dem inneren, sehr zarten Exinium und dem derben äußeren Perinium. Letzteres zeigt bei den Sporen verschiedener Gattungen und Arten der Lebermoose verschiedene Struktur. Es kann „gefaltet, gefiedert, schachtelig oder blasig aufgetrieben“ sein [2]). Bei Treubia insignis zeigt das Perinium stachelige Verdickungen. Durch mehr oder weniger regelmäßige Anordnung der Verdickungen erhält die Spore von Treubia insignis ein gefeldertes Aussehen. Die einzelnen Felder sind meist fünf- oder sechseckig. Die reifen Sporen besitzen Ähnlichkeit mit den Sporen einiger Fossombronia-Arten (Taf. IV, Fig. 11). Sie zeigen folgende Größenverhältnisse: Durchschnittlicher Durchmesser der Sporen 22—23 $\mu$. Als kleinsten Durchmesser fand ich 20 $\mu$, als größten 25 $\mu$.

Zur Entleerung der Sporen aus der reifen Kapsel muß diese geöffnet werden. Andreas (l. c. pag. 202) äußert sich hierüber wie folgt: „Trennungslinien aufzufinden gelang mir nicht; der ganze Bau der Kapselwand weist aber auf ein vierklappiges Aufspringen hin.“ Ebensowenig vermochte ich, trotz zahlreicher Präparate, Trennungsflächen aufzufinden. Die Wand ist in allen ihren Teilen fast völlig gleichartig ausgebildet. Dagegen konnte ich beobachten, daß die sonst regelmäßig ausgebildete Wand der Kapsel im verdickten Teil Stellen aufweist, an denen der Verband zwischen einzelnen Zellen sehr gelockert erscheint. Man kann einen ziemlich deutlichen Riß in der Wand feststellen, der bis oder doch fast bis an die äußere unverdickte Schicht heranreicht (Fig. 12 *D*). Ich vermute, daß solche Partien Rißstellen zwischen den einzelnen

1) Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 1—6. Jena 1874 bis 1881.

2) Müller, K., Die Lebermoose (Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, VI. Bd.), 1. Abt., 1911, pag. 89.

Klappen darstellen. Eine geöffnete Kapsel von Treubia insignis würde wahrscheinlich einer solchen von Pellia nicht unähnlich sein.

## V. Die ungeschlechtliche Vermehrung.

Neben der sexuellen Fortpflanzung finden wir bei Treubia insignis — wie wohl bei den meisten Lebermoosen — eine asexuelle. Ihre große Verbreitung einerseits, wie auch ihre Formenmannigfaltigkeit andererseits haben zu allen Zeiten Forschern Veranlassung zu Untersuchungen gegeben. Schon der Begründer der Bryologie, Hedwig[1]), fand bei Scapania nemorosa Brutkörnerhäufchen, die er allerdings damals noch nicht für Organe einer asexuellen Fortpflanzung hielt, sondern in ihnen vielmehr die männlichen Geschlechtsorgane zu erblicken glaubte. In späterer Zeit haben sich dann Hooker, Hübener, Nees van Esenbeck, Leitgeb, Evans, Goebel und viele andere mit den Brutorganen der Lebermoose beschäftigt. Um so mehr müssen wir uns wundern, daß erst in allerjüngster Zeit der Versuch gemacht wurde, eine Einheitlichkeit in der Benennung dieser Organe zu schaffen.

Während nämlich schon seit dem Jahre 1899 eine zusammenfassende Arbeit über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge von Correns[2]) existierte, brachte erst das Jahr 1911 eine ähnliche Arbeit über die Lebermoose von H. Buch[3]). In dieser macht er, dem Vorgehen von Correns folgend, auch den Versuch, eine einheitliche Nomenklatur für die Brutorgane der Lebermoose zu schaffen.

Beim Studium der Literatur fand ich, daß gerade die Brutorgane von Treubia von den Forschern verschiedene Namen erhalten haben. Goebel[4]) schreibt auf Seite 5 seiner Arbeit: „Sporogonien und Antheridien fanden sich leider nicht, dagegen an einzelnen Exemplaren zahlreiche Brutknospen, drei- bis vierzellige Körper auf einem kurzen Stiel stehend.“ Buch dagegen reiht in seiner Nomenklatur die Brutorgane von Treubia unter die „Brutkörper“ ein.

---

1) Hedwig, J., Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum Linnaei. Petropoli 1784.

2) Correns, C., Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.

3) Buch, H., Über die Brutorgane der Lebermoose. Diss., Helsingfors 1911, pag. 66.

4) v. Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. 1. Treubia. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg 1891, Vol. IX, pag. 5.

Auf die genauere Einteilung von Buch kann ich hier nicht eingehen. Ich beschränke mich darauf, die von Buch vorgeschlagenen Hauptgruppen anzugeben und im übrigen auf die interessante Arbeit zu verweisen.

Die Buch'schen Haupttypen von Organen ungeschlechtlicher Vermehrung sind folgende:

1. Brutblätter, 2. Brutkelche, 3. Brutäste, 4. Brutknospen, 5. Brutkörper, 6. Brutkörner.

Aus dieser Reihenfolge sehen wir, daß Brutkörper und Brutknospen unmittelbar nebeneinanderstehen, was auf keine weitgehenden Unterschiede schließen läßt. Immerhin sind solche vorhanden. Es muß aber geprüft werden, in welche von beiden Gruppen die Organe von Treubia einzuordnen sind.

Sehen wir also zu, was Buch unter „Brutknospen" und „Brutkörpern" versteht. Erstere definiert er (l. c. pag. 5): „Sehr verkürzte und mehr oder weniger umgewandelte Sprosse, welche mit einer besonderen Trennungsschicht versehen sind und wenigstens einen Vegetationspunkt besitzen, umgeben von den Anlagen der für die vegetativen Sprosse der betreffenden Arten charakteristischen Teile."

Schauen wir uns daraufhin die Brutorgane von Treubia insignis an, so finden wir, daß die in der Definition angegebenen Merkmale nicht vorhanden sind. Akzeptiert man die Buch'sche Definition, so gehören die Organe der asexuellen Vermehrung von Treubia insignis nicht zu den „Brutknospen".

Die Brutkörper werden von Buch (l. c. pag. 6) definiert: „Mehrzellige, aus ganz oder annähernd gleichförmigen Zellen bestehende Körper, welche außer dem Stiele keine Anhängsel oder höchstens Rhizoide oder schleimabsondernde Organe tragen." Wir werden bei der Beschreibung der Brutorgane unserer Pflanze sehen, daß diese Definition für sie zutrifft.

Die Brutkörper teilt Buch dann wieder ein in:

1. Mehrschichtige Brutkörper.
   a) Linsenförmige, in besonderen Behältern sitzende Brutkörper.
   b) Unregelmäßig geformte, nicht in besonderen Behältern entstehende Körper.
2. Einschichtige, flächenförmige und oft fast kreisrunde Brutkörper.

In der zitierten Arbeit von Buch sind die Brutorgane von Treubia fast unberücksichtigt geblieben; sie finden nur anhangsweise mit folgenden

Worten Erwähnung (l. c. pag. 66): „Unter einer besonderen Abteilung müssen die Brutkörper der Gattung Treubia erwähnt werden. Es sind das drei- bis vierzellige, gestielte Körper, welche in den Achseln der für Treubia charakteristischen Dorsalschuppen sitzen. Über die Ontogenie und Phylogenie dieser Brutkörper ist noch nichts bekannt.“ Hiernach kommen also die Brutorgane von Treubia mit den knollenförmigen Organen von Fegatella conica, welche von Karsten[1]) und Bolleter[2]) beschrieben worden sind, und mit den Organen von Lophocolea und Frullania unter die Gruppe: „Mehrschichtige, unregelmäßig geformte Brutkörper.“

Wir wollen nun Bau und Entwicklung der Brutkörper von Treubia insignis kennen lernen. Diese wurden 1886 von Goebel entdeckt und — wie schon erwähnt — als drei- bis vierzellige gestielte Körper beschrieben, die sich im Winkel der Dorsalschuppen befinden.

Ihren Ursprung nehmen sie aus epidermalen Partien, die sich gewissermaßen zur Brutkörperplacenta umwandeln. Der genauere Vorgang ist dabei folgender: Die Zellen der oberen Epidermis des Stämmchens, welche an den in Frage kommenden Partien einen Längendurchmesser von etwa 60 $\mu$ aufweisen, erfahren zunächst Teilungen in der Richtung der Längsachse der Zellen. Wir erkennen das in Fig. 13 *A*, die einen Längsschnitt durch eine solche inselartige Brutkörperplacenta darstellt, aus der Lagerung der Tochterkerne einer sich teilenden Zelle. Die zu bildende Membran steht senkrecht zu dieser Richtung. Die Folge davon ist die Ausbildung zahlreicher, schmaler Epidermiszellen. Die Teilungen werden so lange fortgesetzt, bis die entstandenen Placentazellen einen Durchmesser von etwa 15 $\mu$ erhalten haben.

Ist so eine vielzellige Brutkörperplacenta ausgebildet worden, so tritt eine Änderung in der Wachstums- und Teilungsrichtung ein. Die nun folgenden Teilungsschritte verlaufen in radialer Richtung, also senkrecht zu den bisher beobachteten. Einige der placentalen Oberflächenzellen wölben ihre äußere Membran papillenartig vor, wobei gleichzeitig der Kern dieser Zellen sich zur Teilung vorbereitet. In Fig. 13 *A* sehen wir rechts von den durch ihre Größe auffallenden, noch ungeteilten Epidermiszellen zwei, aus einer Epidermiszelle entstandene placentale Zellen, die beide etwas vorgewölbt sind. Die eine der beiden Zellen (links) ist der anderen in der Entwicklung etwas voraus-

1) Karsten, G., Beiträge zur Kenntnis von Fegatella conica. Botan. Ztg. 1887, 45. Jahrg., pag. 650.

2) Bolleter, E., Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 397.

geeilt, ihr Kern hat bereits eine Teilung erfahren. Sie weist zwei Tochterkerne auf, zwischen denen es aber noch nicht zur Ausbildung einer Membran gekommen ist. Durch einige weitere Teilungsschritte kommt es zur Bildung eines meist zwei- bis dreizelligen Stieles, der oben eine kugelige Brutkörpermutterzelle trägt (Fig. 13 *B*).

Während sich die Stielzellen auf dem weiteren Entwicklungsgange nicht mehr teilen, sondern höchstens noch eine mehr oder minder starke Streckung erfahren, beobachten wir in der kugeligen Köpfchenzelle, die dicht mit Protoplasma erfüllt ist, noch weitere Teilungen. Im gewöhnlichen Verlauf handelt es sich um zwei Teilungsschritte, die zur Bildung eines vierzelligen Brutkörpers führen. Ob der erste Teilungsschritt in der Richtung der Längsachse des Brutkörpers oder senkrecht zu derselben erfolgt, vermochte ich trotz Vergleichung zahlreicher Präparate nicht mit Sicherheit festzustellen. Ich vermute aber, daß die erste Teilungswand in der Brutkörpermutterzelle in Richtung der Längsachse angelegt wird, und daß dann als letzter Teilungsschritt die Bildung einer Querwand in den beiden Tochterzellen erfolgt. Dadurch entsteht der normal entwickelte, vierzellige Brutkörper, wie ihn uns Fig. 13 *D* und *E* vor Augen führen.

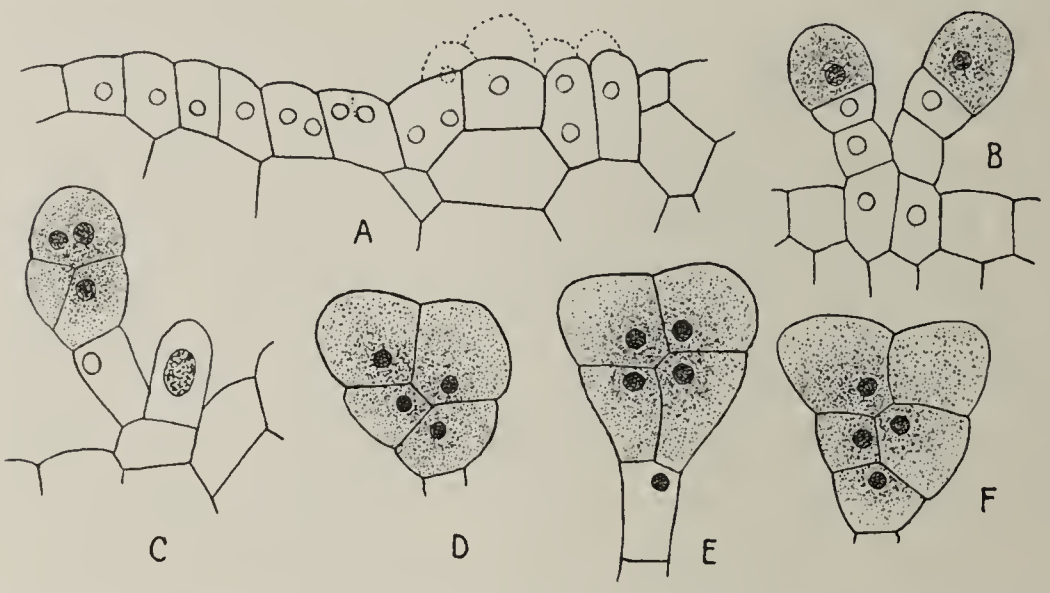



Fig. 13. Brutkörperentwicklung von Tr. insignis. *A* Bildung der Brutkörperplacenta aus epidermalen Partien des Stämmchens; *B* u. *C* junge Brutkörper in verschiedenen Entwicklungsstadien; *D* u. *E* ausgewachsene vierzellige Brutkörper; *F* fünfzelliger Brutkörper. Vergr. 350 : 1.

Neben diesen vierzelligen Brutkörpern findet man häufig auch dreizellige. Diese kann man sich leicht so entstanden denken, daß nach der ersten Teilung in der Brutkörpermutterzelle eine weitere Teilung nur in einer der beiden Tochterzellen erfolgt, während sie in der anderen unterbleibt (Fig. 13 *C*).

Den Inhalt der Brutkörperzellen stellte ich an Handschnitten durch Alkoholmaterial fest. Die mikrochemische Reaktion mit Jodjodkalium ergab das Vorhandensein von reichlich Stärke. Um aber ganz sicher zu gehen, entfernte ich durch Chloralhydrat die protoplasmatischen

Substanzen und setzte dann ebenfalls Jodlösung zu. Das Ergebnis war wiederum eine intensive Blaufärbung der nun sehr schön sichtbaren Stärke.

1906 hat Goebel[1]) bei der neuseeländischen Treubia ebenfalls Brutkörper gefunden, die aber denjenigen von Treubia insignis nicht vollkommen gleich sind. Über die Beziehung dieser beiden Brutkörperformen zueinander äußert er sich wie folgt: „Indes bestehen sie aus viel zahlreicheren Zellen, als die für die javanische Form früher bildlich dargestellten sie zeigen (Fig. 140 *A*, *B*). Ob dies wirklich ein konstanter Unterschied ist, oder ob die bei der javanischen Form untersuchten Brutknospen vielleicht noch nicht ganz fertig waren, vermag ich derzeit nicht zu sagen, da ich keine Brutknospen tragenden javanischen Treubien zur Hand habe."

Da ich mich im Besitz eines reichhaltigen Materials von Treubia insignis aus Java befand, in dem eine große Zahl Brutkörper tragende Pflanzen enthalten waren, war die Beantwortung dieser Frage leicht. Ich bin geneigt, in der neuseeländischen Form mit Stephani eine andere Spezies zu erblicken. Bestärkt wurde ich in dieser Auffassung durch die Unterschiede, welche in der Ausbildung der Brutkörper bestehen. Bei der Prüfung der Frage ging ich von folgenden Erwägungen aus:

1. Handelte es sich bei den bisher gefundenen drei- bis vierzelligen Organen der asexuellen Fortpflanzung von Treubia insignis um ein Jugendstadium, so daß also der entwickelte Brutkörper wie bei der neuseeländischen Form aus vielen gleichartigen Zellen bestehen würde, so müßten bei einem reichhaltigen Material, das dazu noch zu verschiedenen Zeiten gesammelt wurde, Übergangsformen zwischen den Organen der neuseeländischen und denjenigen der javanischen Treubia gefunden werden. Zum mindesten hätte man aber in mehreren Fällen bei dem reichhaltigen Material ein Überschreiten der Vierzahl finden müssen.

2. Sind die bisher als ausgewachsene Brutorgane von Treubia insignis beschriebenen Gebilde noch nicht ausgewachsen, so müßte man an Pflanzen, an denen solche Organe in der Nähe des Vegetationspunktes und gleichzeitig an älteren Partien vorhanden sind, einen Unterschied in der Ausbildung konstatieren können. Findet man an solchen Pflanzen schon in den jüngsten Brutkörperinseln vierzellige Gebilde, so müßten in älteren Inseln fünf- und mehrzellige Brutorgane vorhanden sein; wenn mit der Ausbildung des vierzelligen Brutkörpers das Endziel der Entwicklung nicht erreicht wäre.

---

1) v. Goebel, K., Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 188.

Von einem etwa 6 cm langen Pflänzchen wurden Stücke von 2 cm Länge eingebettet und dann Längsschnitte durch dieselben hergestellt. Durch Auswahl der richtigen Präparate erhielt ich Schnitte durch jüngere und ältere Brutkörperinseln in ununterbrochener Reihenfolge. Die Untersuchung dieser Präparate ergab nun folgendes: An älteren Brutkörperinseln waren die meisten Organe fast vollkommen ausgebildet, während sie gegen den Vegetationspunkt hin noch in der Entwicklung zurück waren. Andererseits konnte ich aber auch feststellen, daß an ganz alten Teilen der Pflanze niemals ein Überschreiten der Vierzahl zu konstatieren war. Dagegen fand ich mehrfach Brutkörper schon abgelöst; auch diese waren drei- oder vierzellig.

Trotzdem ich mit großem Eifer nach Übergangsformen zu den Brutorganen der neuseeländischen Treubia suchte, gelang es mir nicht, solche aufzufinden. Ein einziges Mal bekam ich ein fünfzelliges Gebilde, das in Fig. 13 *F* abgebildet ist, zu Gesicht.

Die Ablösung der Brutorgane der Lebermoose erfolgt analog wie bei den Laubmoosen in zweifacher Weise. Einmal durch besondere Trennungsvorrichtungen. Diese Art der Ablösung bezeichnet man als „schizolyte“ im Gegensatz zur „rhexolyten“, die dadurch charakterisiert ist, daß ganze Zellen einfach zerrissen werden.

Die Loslösung der Brutorgane von Treubia insignis ist nach der Bezeichnung von Correns (l. c. 99, pag. 370) eine „rhexolyte“. Es geht dies daraus hervor, daß besondere Trennungsvorrichtungen zur Ablösung der Brutorgane bei Treubia nicht vorhanden sind. Dagegen fand ich, daß vielfach an abgelösten Brutkörpern noch kleine Membranreste sichtbar waren, die offenbar der obersten Stielzelle angehörten. Anhangsorgane fand ich bei den Brutkörpern — abgesehen vom Stiel — nicht. Wir ersehen daraus, wie auch aus der Beschreibung derselben, daß die Buch'sche Definition für die Organe von Treubia insignis zutreffend ist.

Aus den angeführten Resultaten geht also hervor, daß es sich bei den drei- bis vierzelligen Brutorganen der javanischen Treubia um fertig ausgebildete Organe und nicht um Jugendstadien handelt. Damit ist gleichzeitig der Nachweis erbracht, daß die Unterschiede in den Brutorganen zwischen der javanischen und der neuseeländischen Form, die von Goebel angedeutet wurden, wirklich konstante sind. Sie sprechen mit dafür, in der neuseeländischen Treubia eine andere Spezies zu erblicken.

Zum Schluß soll noch kurz auf den Antagonismus der Fortpflanzungsorgane innerhalb der Lebermoose eingegangen werden. Über

denselben äußert sich Kreh[1]) folgendermaßen: „Wenn man von der Vorstellung eines Antagonismus zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ausgeht, sollte man eigentlich erwarten, daß die Regenerationssprosse an solchen Organen keine Brutzellen bilden würden. Die bisherigen Untersuchungen schienen die Annahme eines solchen Gegensatzes zu fordern. Bis jetzt sind nur zwei Fälle festgestellt worden, wo geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung an demselben Stämmchen vorkam (Leitgeb 1874, Bd. II, pag. 39; Nees v. Esenbeck 1833, Bd. I, pag. 295). Ein dritter Fall wurde im Verlauf vorliegender Untersuchungen bei Scapania nemorosa aufgefunden, bei der die Blätter eines fruktifizierenden Stämmchens Brutknospen trugen."

Seit den Untersuchungen von Kreh hat sich die Zahl der Fälle, wo beide Fortpflanzungsarten an ein und demselben Individuum konstatiert wurden, bedeutend vermehrt.

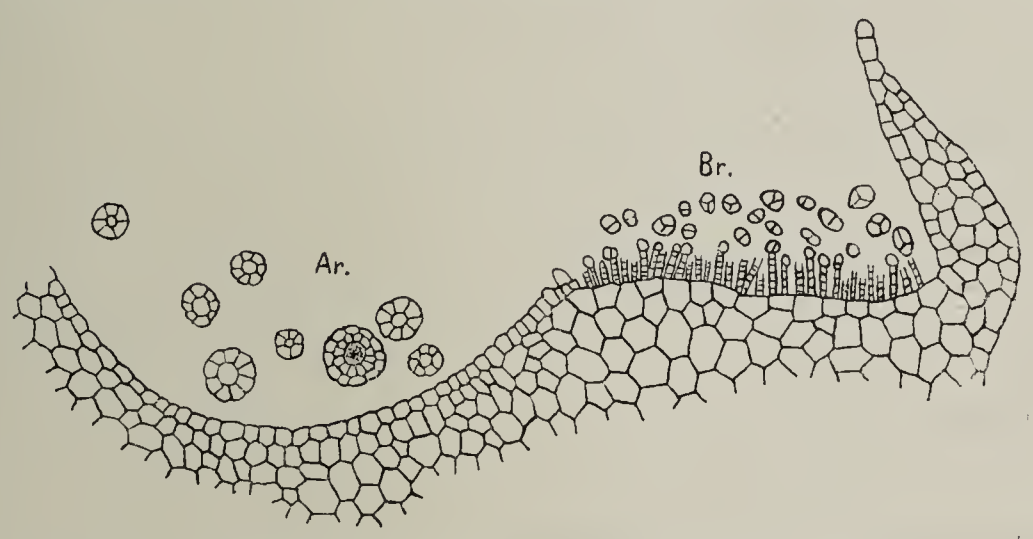



Fig. 14. Querschnitt durch ein Stämmchen, der neben den Archegonien (*Ar*) auch Brutkörper (*Br*) zeigt. Etwas schematisiert. Vergr. 84 : 1.

Für Treubia insignis gibt schon Goebel an, daß Brutkörper auch auf Archegonien tragenden Exemplaren vorkommen. Es kann also auch hier von einem Antagonismus nicht gesprochen werden. Meine Untersuchungen bestätigen diese Angaben. Ich fand unter meinem Untersuchungsmaterial Individuen mit nur Archegonien, dann solche, die nur Brutorgane aufwiesen, und endlich solche mit Geschlechtsorganen [Archegonien] und Organen asexueller Fortpflanzung.

Auf einem Querschnitt durch ein Stämmchen, ziemlich der Vegetationsspitze genähert, sehen wir neben den im Winkel der Dorsalschuppen sitzenden Archegonien auch zahlreiche Brutkörper (Fig. 14).

Buch erklärt das gleichzeitige Auftreten von Brut- und Sexualorganen durch das Vorkommen von sogenannten Organperioden, d. h. den regelmäßigen Wechsel zwischen Geschlechtsperiode und Brutorgan-

---

1) Kreh, W., Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Caesareae Leop. Carol., Bd. XC, pag. 271.

periode. Ein gleichzeitiges Auftreten beider Organe am gleichen Individuum kommt dann dadurch zustande, daß die eine Periode mit der Bildung ihrer Organe bereits beginnt, bevor noch diejenigen der anderen Periode ihre Entwicklung gänzlich abgeschlossen haben.

Für Treubia insignis erscheint es fraglich, ob solche Organperioden vorkommen. Einmal sind die Lebensbedingungen für die Pflanze fast das ganze Jahr hindurch die gleichen; dann wurden ferner von Prof. Ernst zur gleichen Zeit am gleichen Standort neben nicht fruktifizierenden Exemplaren solche mit allen Entwicklungsstadien der Archegonien und Sporogonien gefunden. Es liegen also wohl ähnliche Verhältnisse in der Fruktifikation vor wie es A. Ernst (l. c. pag. 189—190) für Dumortiera angegeben hat.

## Zusammenfassung.

1. Der Vegetationskörper von Treubia insignis differenziert sich in eine dorsiventrale Achse mit annähernd zylindrischem Querschnitt und zweireihig angeordnete, sich unterschlächtig deckende, zarte Blätter von ca. 1 cm. Länge und 7—8 mm Breite. Dieselben sind am Rande einschichtig, werden aber gegen die Ansatzstelle hin mehrschichtig. Sie tragen auf ihrer Dorsalseite kleine Schuppen, welche teilweise auf das Stämmchen hinübergreifen und einen zickzackförmig verlaufenden Kamm bilden. Als Anhangsorgane kommen nur glatte Rhizoiden vor.

2. Ein Längs- oder Querschnitt durch das Stämmchen läßt von oben nach unten folgende Schichten erkennen:

a) Die obere Epidermis, aus plattenförmigen, lückenlos aneinanderschließenden Zellen bestehend;

b) das eigentliche interstitienlose Gewebe mit großen langgestreckten Zellen, die nur wenig Inhalt aufweisen;

c) einen zentralen Strang englumiger, verdickter Zellen;

d) die stärkeführende Schicht mit Mycorrhiza und

e) die untere Epidermis, deren Zellen ebenfalls lückenlos aneinander schließen, aber mehr isodiametrischen Charakter besitzen. Sie werden vielfach zu Initialzellen der glatten, an ihren Enden mannigfach verzweigten Rhizoiden.

3. Mycorrhiza findet sich in Form von interzellulär verlaufenden derberen und intrazellulär gelagerten feineren Hyphen vor. Daneben beobachtet man in älteren verpilzten Zellen vielfach knäuelartige Bildungen.

4. Schleimorgane treten auf in Form von mannigfach gestalteten Schleimpapillen, als Schleimzellen, sowie als vielzellige, höhere differen-

zierte Schleimhaare. Letztere finden sich ausschließlich in den Archegonienständen.

5. Treubia besitzt eine dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, welche rechts und links Segmente abgliedert, aus denen in der Hauptsache Blatt und Dorsalschuppe hervorgehen. In der Form ihrer Scheitelzelle stimmt Treubia mit den foliosen Jungermanniaceen überein, in der Art der Segmentierung aber lehnt sie sich an Fossombronia und Petalophyllum an.

6. Die Archegonien stehen zu acht bis zehn im Winkel der Dorsalschuppe. Die erste Anlage eines Archegoniumstandes findet sich ziemlich nahe am Vegetationspunkt etwas seitlich von der Sproßmediane. Die Entwicklung des einzelnen Archegoniums verläuft normal nach dem Typus der Jungermanniaceen; die Zahl der Halskanalzellen eines ausgewachsenen Archegoniums beträgt 16. Die Öffnung des Halses erfolgt durch Sprengung der Deckelpartie, wobei der Inhalt des Halskanals mit ausgestoßen wird.

7. Von den Archegonien eines Standes entwickelt sich nur ein einziges zum Sporogonium. Dasselbe ist anfangs kugelig, wird später keulenförmig und bleibt, bis es eine Länge von ca. $1—1^1/_2$ cm erreicht hat, von der schuppig rauhen Calyptra umgeben, welche nach der Sprengung am Grunde der langen zarten Seta als röhrenförmiges Gebilde zurückbleibt.

8. Die haploide Chromosomenzahl von Treubia insignis ist 8, die diploide 16. Treubia stimmt also in der Zahl ihrer Chromosomen mit nahestehenden Lebermoosen, z. B. Fossombronia und Pallavicinia überein.

Mit letztgenanntem Lebermoos zeigt sie auch Ähnlichkeit im Verlauf der Tetradenteilung. Die ausgebildeten Sporen von Treubia sind denjenigen gewisser Fossombronia-Arten nicht unähnlich.

9. Die Öffnung der Kapsel erfolgt wahrscheinlich durch vierklappiges Aufspringen der in der Hauptsache aus drei Schichten — einer unverdickten äußeren und zwei mit Leisten-, Halbring-, Ganzring- und Spiralbandverdickungen versehenen inneren Schichten — bestehenden Wand.

10. Ungeschlechtlich vermehrt sich Treubia durch drei- bis vierzellige Brutkörper, welche außer dem Stiel keine Anhangsorgane besitzen.

---

Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung und unter Leitung von Prof. Dr. A. Ernst im Laboratorium für Allgemeine Botanik und

Pflanzenphysiologie der Universität Zürich ausgeführt und im Sommersemester 1913 zum Abschluß gebracht.

Ich will es nicht versäumen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer für die Überlassung des Materials, wie auch für seine Ratschläge und Anregungen während der Ausführung der Arbeit und die Beschaffung der Literatur meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

---

## Literaturverzeichnis.

1) Andreas, Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoossporogons. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 161—213.
2) Beauverie, Étude d'une hépatique a thalle habité par un champignon filamenteaux. Compt. rend. 1903, Tome CXXXIV.
3) Bolleter, Fegatella conica (L.) Corda. Beihefte z. Botan. Zentralbl., Bd. XVIII, 1. Abt., pag. 327—408.
4) Buch, Über die Brutorgane der Lebermoose. Diss., Helsingfors 1911.
5) Campbell, The structure and development of the Mosses and Ferns. London 1895.
6) Cavers, On asexual reproduction and regeneration in Hepaticae. The New Phytologist 1903, Vol. II, No. 6 u. 7.
7) Ders., The interrelationships of the Bryophyta. The New Phytologist 1910, Vol. IX. Ref. in Zeitschr. f. Botan. 1911, 3. Jahrg., Heft 9.
8) Chamberlain, Mitosis in Pellia. Botan. Gaz. 1903, Vol. XXXVI, pag. 29—51.
9) Corda, Deutschlands Jungermannieen, Heft 5 u. 6. Nürnberg 1835.
10) Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.
11) Czapek, Zur Chemie der Zellmembran bei den Laub- und Lebermoosen. Flora 1899, Bd. LXXXVI, pag. 361—381.
12) Ders., Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.
13) Davis, Nuclear studies on Pellia. Ann. of Bot. 1901, Vol. XV, pag. 147—170.
14) Douin, Protonéma et Propagules chez les Hépatiques. Revue bryologique, Tome XXXVII.
15) Ekstrand, Von den Blüten bei den foliosen Lebermoosen Skandinaviens. Bihang. till. kgl. Svenska Vet. Acad. Handl. 1880, Bd. VI, Nr. 1.
16) Ernst, Untersuchungen über Entwicklung, Bau nnd Verteilung der Infloreszenzen von Dumortiera. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Vol. XXII, pag. 153—223.
17) Ders., Über androgyne Infloreszenzen bei Dumortiera. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1907, Bd. XXV, pag. 455—464.
18) Evans, Diagnostik charakters in the Jungermanniaceae. The Bryologist 1905, Vol. VIII, No. 4, pag. 57—62.
19) Farmer, On the spore-formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. 1895, Vol. IX, pag. 469—523.

20) Farmer, On spore-formation and Karyokinesis in Hepaticae. Ann. of Bot., 1895, Vol. IX, pag. 363—364.
21) Ders., The quadripolar spindle in the spore-mothercells of Pellia epiphylla. Ann. of Bot. 1901, Vol. XV, pag. 431—433.
22) Ders., Sporogenesis in Pallavicinia. Botan. Gazette 1906, Vol. XLI, pag. 67—69.
23) Garjeanne, Die Ölkörper der Jungermanniales. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 457—482.
24) Ders., Über die Mycorrhiza der Lebermoose. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 471—482.
25) Ders., Die Randzellen einiger Jungermannienblätter. Flora 1913, Bd. CV, Heft 4, pag. 370—384.
26) Goebel, Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. 1. Treubia. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg 1891, Vol. IX, pag. 1—9.
27) Ders., Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 187—190.
28) Ders., Die Blattbildung bei den Lebermoosen und ihre biologische Bedeutung. Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 423—458.
29) Ders., Über Funktion und Anlegung der Lebermoos-Elateren. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 1—37.
30) Ders., Über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 459—486.
31) Ders., Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902, Bd. XC, pag. 279—315.
32) Ders., Über die Brutknospenbildung und die systematische Stellung von Riella. Flora 1907/08, Bd. XCVIII, pag. 308 ff.
33) Ders., Archegoniatenstudien. XIII. Monoselenium tenerum Griffith. Flora 1910, Bd. CI, Heft 1, pag. 77 ff.
34) Ders., Organographie der Pflanzen. Teil I u. II. Jena 1898.
35) Ders., Archegoniatenstudien. XV. Die Homologie der Antheridien- und Archegonienhüllen bei den Lebermoosen. Flora, N. F. Bd. V, Heft 1, pag. 53—70.
36) Golenkin, Die Mycorrhiza ähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. Flora 1902, Bd. XC, pag. 209—220.
37) Gottsche, Anatomisch - physiologische Untersuchungen über Haplonitrium Hookeri. Acta Acad. Leop. Carol., Bd. XX, I. Teil, pag. 265—400.
38) Grégoire u. Wygaerts, La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans le cinèsis somatiques. La Cellule 1903, Tome XXI, pag. 7—76.
39) Harper, Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Botan. 1897, Bd. XXX, pag. 249—284.
40) Hedwig, Theoria generationis etc. Plantarum Cryptogam. Petropoli 1784.
41) Holle, Über die Zellenbläschen der Lebermoose. Leop. Carol. Acad. 1857, pag. 11.
42) Janczewski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Archegonien. Botan. Ztg. 1872, pag. 377—393, 401—420 u. 440—443.
43) Jönsson u. Olin, Der Fettgehalt der Moose. Lund. Univers. Arsskr. 1898, Bd. XXXIV, Nr. 1.

44) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1904.
45) Kamerling, Der Bewegungsmechanismus der Lebermoos-Elateren. Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 157—169.
46) Kreh, Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Caesareae Leop. Carol., Bd. XC, pag. 219—302.
47) v. Küster, Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaioplasten. Diss., Basel 1894.
48) Leitgeb, Die Atemöffnungen der Marchantiaceen. Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. 1880, Bd. LXXXI, pag. 40—54.
49) Ders., Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 1—6. Jena 1874—1881.
50) Ders., Über endogene Sproßbildung bei Lebermoosen. Botan. Ztg. 1872, pag. 33—41.
51) Lohmann, Beitrag zur Chemie und Biologie der Lebermoose. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1903, Bd. XV, pag. 215—256.
52) Magnus, Studien über die Mycorrhiza von Neottia nidus avis. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. XXXV, pag. 205 ff.
53) Meyer, Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. Bull. de la Soc. imp. des Nat. de Moscou 1911, No. 1—3, pag. 263—286.
54) Mirbel, Recherches anatomiques et physiol. sur le Marchantia polymorpha. Paris 1831. Deutsch von Flotow in Nees. v. Esenbeck's Naturgesch. d. europ. Lebermoose 1838, Bd. IV.
55) Moore, The mitosis in the spore-mother-cell of Pallavicinia. Botan. Gaz. 1905, Vol. XL, pag. 384—388.
56) Ders., Sporogenesis in Pallavicinia. Botan. Gazette 1905, Vol. XL, pag. 81—96.
57) Müller, Die chemische Zusammensetzung der Zellmembran bei verschiedenen Kryptogamen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1905, Bd. XLV, pag. 265—298.
58) Ders., Beitrag zur Kenntnis der ätherischen Öle bei Lebermoosen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1905, Bd. XLV, Heft 3 u. 4, pag. 299—319.
59) Ders., Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, 1. Abt. Leipzig 1906—1911.
60) Nägeli, Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermoose. Schleiden u. Nägeli's Zeitschr. f. wiss. Botan., Bd. I, Heft 2.
61) Nees v. Esenbeck, Naturgeschichte der europäischen Lebermoose 1838, Bd. IV.
62) Němec, Über die Mycorrhiza bei Calypogeia trichomones. Beihefte z. Botan. Zentralbl. 1904, Bd. XV, pag. 253—268.
63) Ders., Die Mycorrhiza einiger Lebermoose. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1899, Bd. XVII, Heft 8, pag. 311—317.
64) Peklo, Einiges über die Mycorrhiza bei den Muscineen. Bull. intern. Acad. des sc. de Bohême 1903, Bd. VIII.
65) Ders., Beiträge zur Lösung des Mycorrhiza-Problems. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1909, Bd. XXVII, pag. 239—247.
66) Pfeffer, Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874, Bd. LVII, pag. 2—6, 17—27 u. 33—43.
67) Prescher, Die Schleimorgane bei den Marchantiaceen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-phys. Kl., 1882, Bd. LXXXVI, 1. Abt., pag. 132—158.

68) Quelle, Bemerkungen zu Warnstorf: Über die Rhizoidinitialen in den Ventralschuppen der Marchantiaceen. Hedwigia 1902, Bd. XLI, pag. 174—177.

69) Rodway, Notes on Treubia insignis Goebel. Papers and Proc. Roy. Soc. Tasmania, pag. 62—63.

70) Ruge, Beitrag zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 279—312.

71) Schiffner, Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg, Bd. I, pag. 69—71. Leyden 1900.

72) Ders., Hepaticae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. I. Teil, I. Hälfte.

73) Schorn, Über Schleimzellen bei Urticaceen und über Schleimcystolithen von Girardinia palmata Gaudisch. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., mathem.-nat. Kl., 1907, Bd. CXVI, 1. Abt., pag. 409.

74) Schostakowitsch, Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 1894, Bd. LXXIX, pag. 350—384.

75) Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. f. Nat. u. Med. 1888, Bd. XXII, N. F. Bd. XV.

76) Ders., Der Sinn der Mycorrhiza-Bildung. Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. XXXIV, pag. 539—668.

77) Stephani, Species Hepaticarum. Bull. de l'Herb. Boiss. 1899, Tome VII.

78) Ders., Treubia insignis Goeb. Hedwigia 1891, Bd. XXX, Heft 4, pag. 190—193.

79) Strasburger, Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung von Marchantia polymorpha. Jahrb. f. wiss. Botan., 1869—1870, Bd. VII, pag. 409—422.

80) Underwood, The evolution of the Hepaticae. Botan. Gaz. 1894, Vol. XIX, pag. 347 ff.

81) Vaupel, Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 346—370.

82) Walliczek, Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Jahrb. f. wiss. Botan. 1893, Bd. XXV, pag. 209—277.

---

## Figurenerklärung zu Tafel III—V.

### Tafel III.

Fig. 1. Vegetationsspitze eines Treubia-Sprosses; im Winkel der Dorsalschuppen junge kugelige Sporogonien. Natürl. Größe.

Fig. 1 *a*. Dasselbe vergrößert. Vergr. 10 : 1.

Fig. 2. Etwas ältere Sporogonien, die schon keulenförmig geworden sind. Natürl. Größe.

Fig. 2 *a*. Dasselbe vergrößert. Vergr. 10 : 1.

Fig. 3. Sporogonien kurz vor der Sprengung der Calyptra. Natürl. Größe.

Fig. 3 *a*. Dasselbe vergrößert. Vergr. 10 : 1.

Fig. 4. Pflänzchen mit reifem Sporogonium; auf langem Stiel die Sporenkapsel tragend. Natürl. Größe.
Fig. 5. Calyptrareste, welche als Hüllen am Grunde der Seta zurückbleiben und als röhrenförmige Gebilde aus der Schuppe herausragen. Natürl. Größe.

**Tafel IV.**

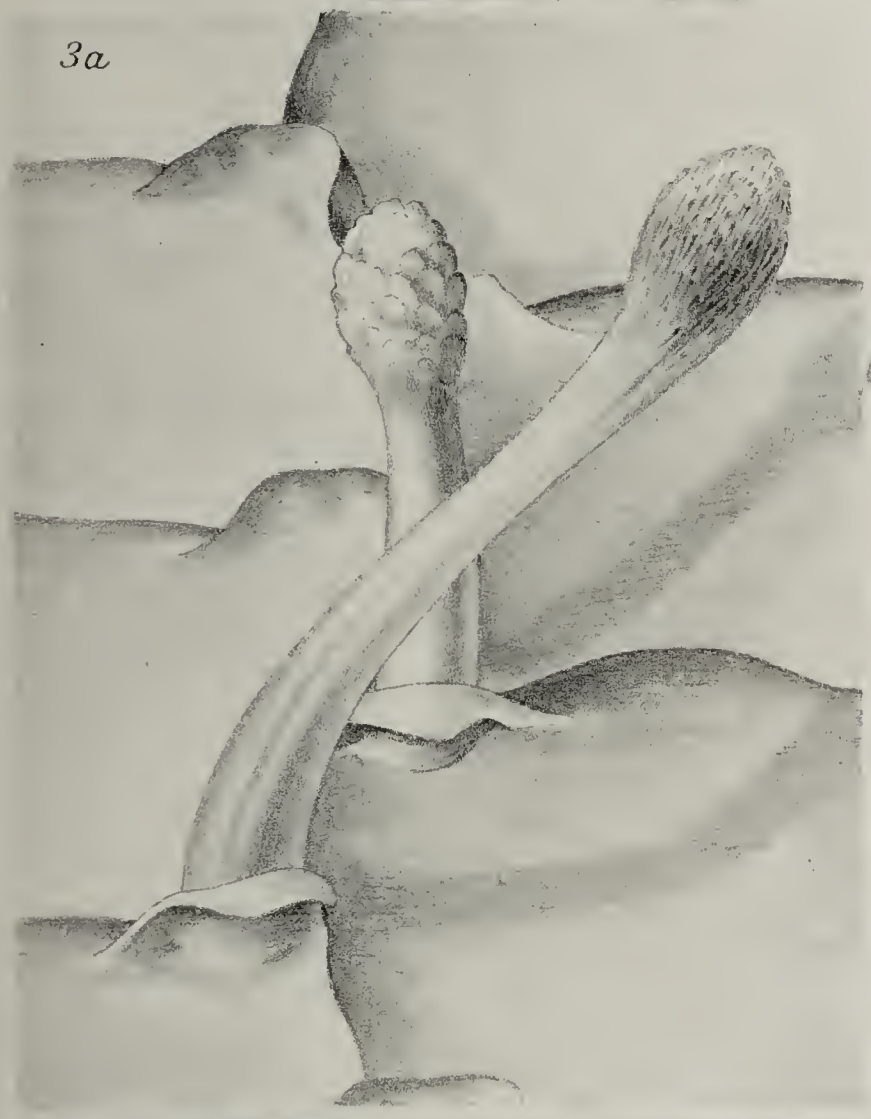
Fig. 1. Partie aus dem sporogenen Gewebe. Vergr. 650 : 1.
Fig. 2. Bildung der Chromosomen in einer Zelle des Archespors. Vergr. 1400 : 1.
Fig. 3. Chromosomen einer Archesporzelle in der Äquatorialplatte. Vergr. 1400 : 1.
Fig. 4. Diasterstadium einer sich teilenden Archesporzelle. Vergr. 1400 : 1.
Fig. 5. Sporenmutterzellen, welche sich aus dem Verbande loslösen. Vergr. 650 : 1.
Fig. 6. Einzelne Sporenmutterzelle, welche sich vollkommen losgelöst und abgerundet hat. Vergr. 800 : 1.
Fig. 7—9. Tetradenteilung. Vergr. 1400 : 1.
Fig. 10. Junge Sporen, noch im Tetradenverbande. Vergr. 800 : 1.
Fig. 11. Reife Spore. Vergr. 800 : 1.
Fig. 12. Junge Elatere. Vergr. 650 : 1.
Fig. 13. Anlegung des Spiralbandes in der Elatere. Vergr. 800 : 1.
Fig. 14 u. 15. Mittel- und Endstück einer vollkommen ausgebildeten Elatere. Vergr. 800 : 1.

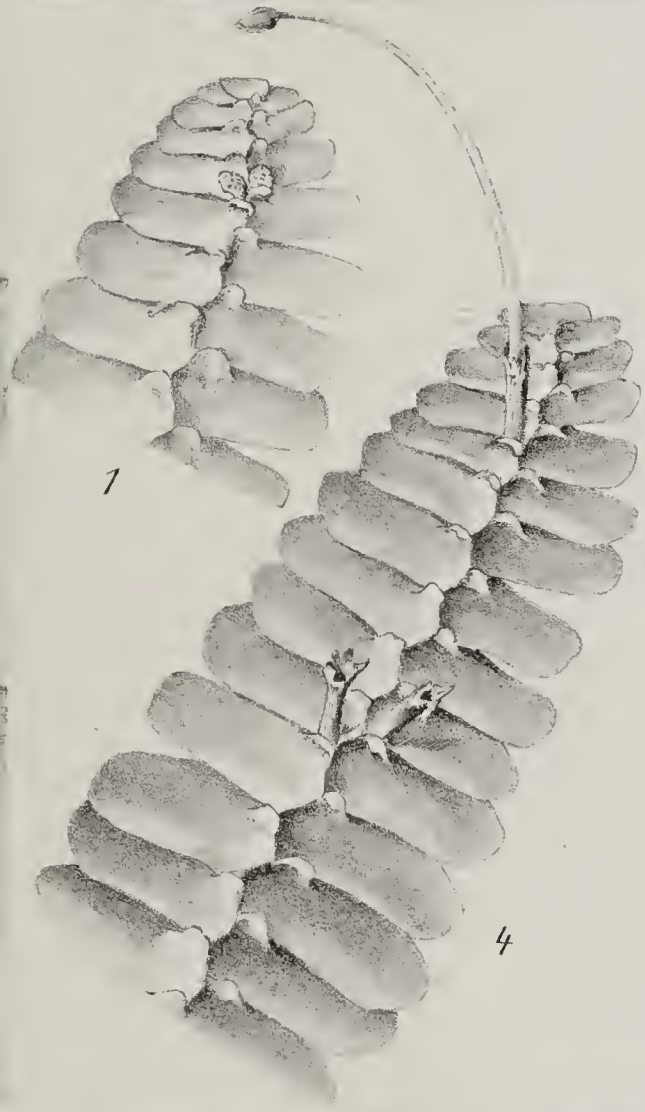
**Tafel V.**

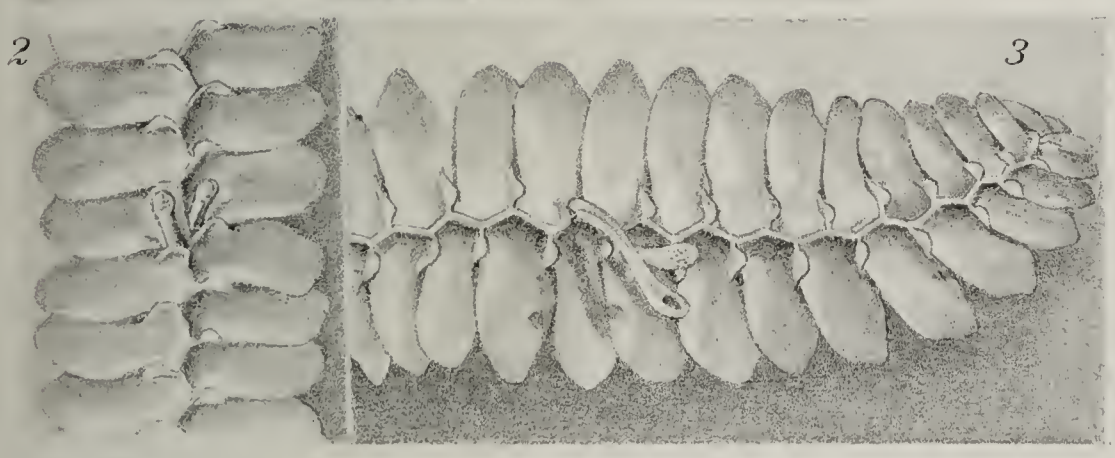
Mikrophotographische Aufnahmen verschiedener Partien eines Sporogoniums vom Stadium, wie es Fig. 3 und 3*a* auf Tafel III zeigen.

Fig. 1. Querschnitt durch den Sporogoniumstiel und das umgebende Calyptragewebe. Vergr. 51 : 1.
Fig. 2. Längsschnitt durch den Fuß des Sporogoniums, der tief ins Gewebe des Stämmchens eingesenkt ist. Vergr. 51 : 1.
Fig. 3. Längsschnitt durch den oberen Teil einer fast reifen Sporenkapsel, kurz vor der Sprengung der Calyptra. Vergr. 51 : 1.
Fig. 4. Längsschnitt durch den basalen Teil der Kapsel und den oberen Teil des Stieles eines Sporogoniums vom Stadium, wie es Fig. 3 und 3*a* auf Tafel III zeigen. Vergr. 51 : 1.

Druck von Anton Kämpfe, Jena.

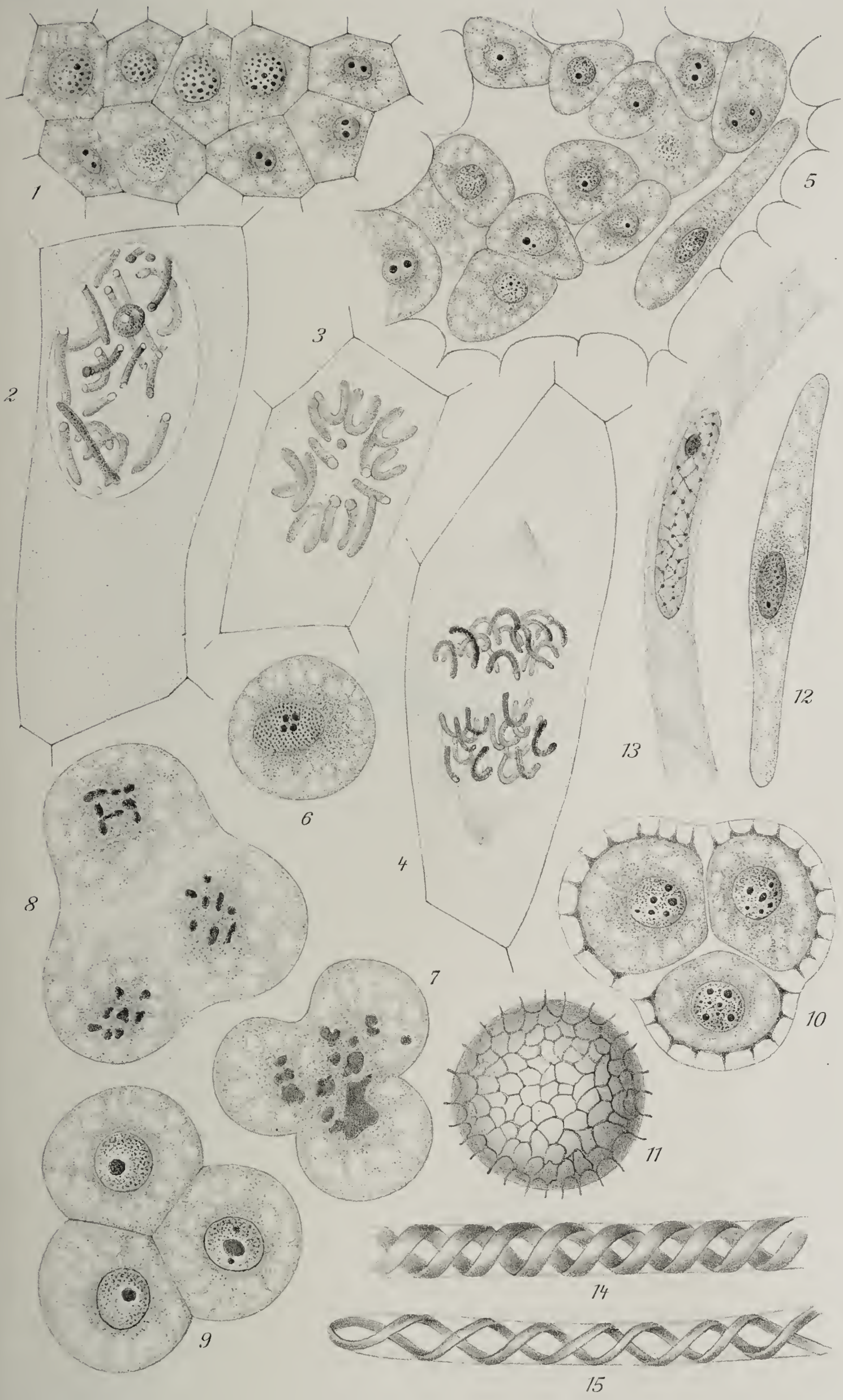


G. Grün gez. E. Laue. Lith. Inst. Berlin.

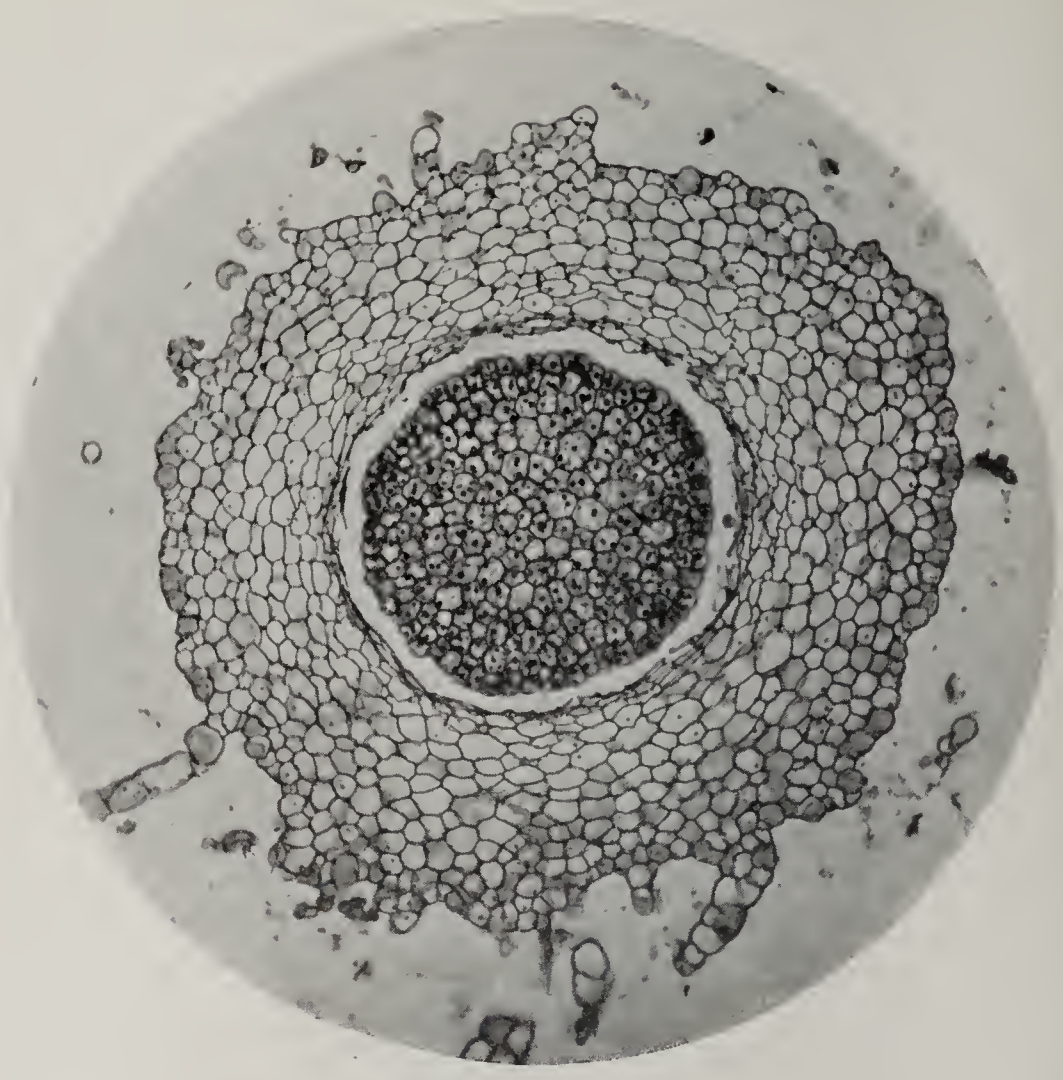
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS



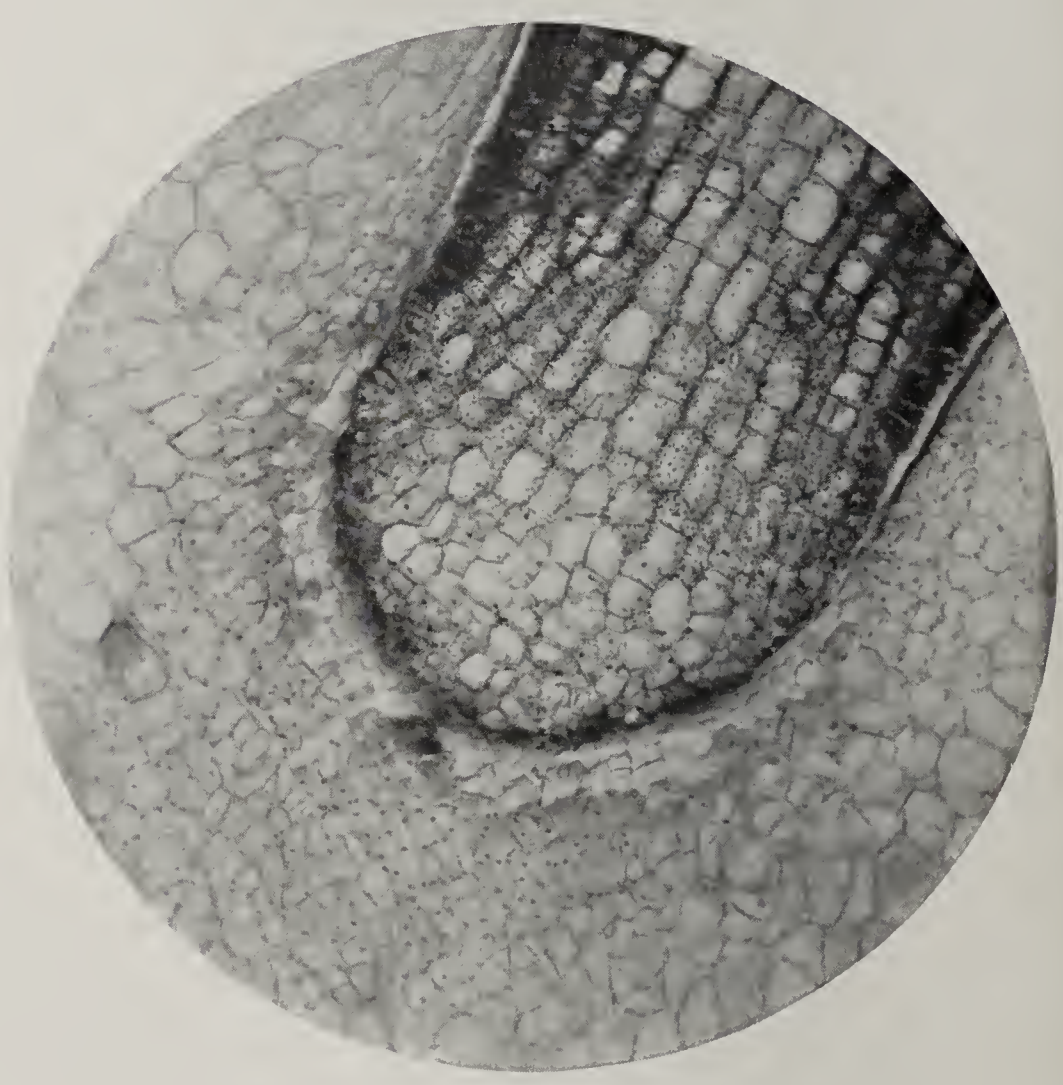

G. Grün gez.

E. Laue. Lith. Inst. Berlin

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

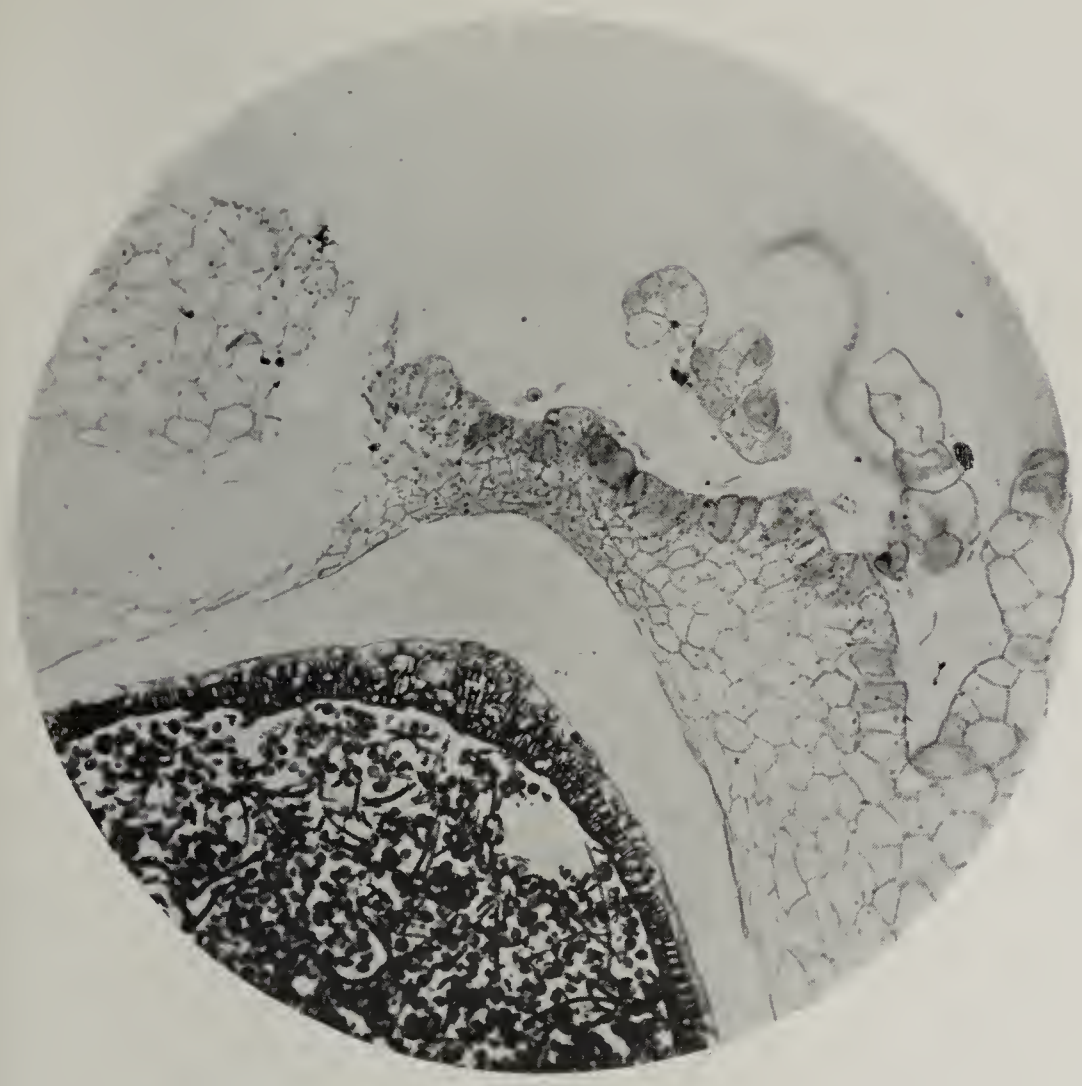


1



2

*C. Grün phot.*



3

4

# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Xyris indica L.

Von **Simon Weinzieher.**

(Mit Tafel VI u. VII und 10 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

Die Gattung Xyris umfaßt ca. 40 Arten, die über die ganze Tropenzone verbreitet, vorwiegend an sumpfigen Standorten vorkommen. Xyris indica L. speziell ist in der alten Welt weit verbreitet (Engler und Prantl, II. Teil, 4. Abt., 1888).

Die Xyridaceen sind bis jetzt, soweit mir aus der Literatur bekannt ist, noch nie entwicklungsgeschichtlich untersucht worden. Eine Untersuchung der entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse eines Vertreters dieser Familie war daher wünschenswert.

Ein für diese Zwecke mehr als ausreichendes Untersuchungsmaterial von Xyris indica L. wurde mir von Herrn Professor Dr. A. Ernst zur Untersuchung überlassen. Dasselbe war von ihm persönlich während seines Aufenthalts auf Java auf dem Diengplateau (April 1906) gesammelt und in absolutem Alkohol fixiert worden. Die Alkohol-Fixierung des Materials erwies sich im allgemeinen als eine gute. Die Einbettung in Paraffin geschah in bekannter Weise. Bei älteren Stadien mußte man statt Xylol Benzol verwenden, da die Objekte sonst infolge ihrer Härte beim Schneiden aus den Paraffinschnitten herausfielen oder zerbrochen wurden. Die Dicke der Mikrotomschnitte richtete sich nach dem Alter der zu schneidenden Stadien. Zur Färbung der Schnitte verwendete ich am häufigsten Safranin-Gentianaviolett. In zweiter Linie kam auch das Hämatoxylinverfahren nach Heidenhain, und zwar am häufigsten bei der Untersuchung der Pollenkörner zur Anwendung. Ferner wurden Schnitte durch solche auch nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain gefärbt.

Es sei mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. Ernst, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit im Laboratorium für allgemeine Botanik der Universität Zürich ausgeführt wurde, für sein Interesse am Fortgang

der Arbeit und die wertvolle Unterstützung, die er mir stets zuteil werden ließ, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ebenso sehr bin ich ihm für die Überlassung zahlreicher Bücher und Separaten aus seiner Privatbibliothek und die Beschaffung anderer Literatur zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

## I. Morphologie der Blüte.

Die kleinen Blüten von Xyris indica L. sind zwitterig und entstehen in akropetaler Reihenfolge in den Achseln von konkaven Hoch-

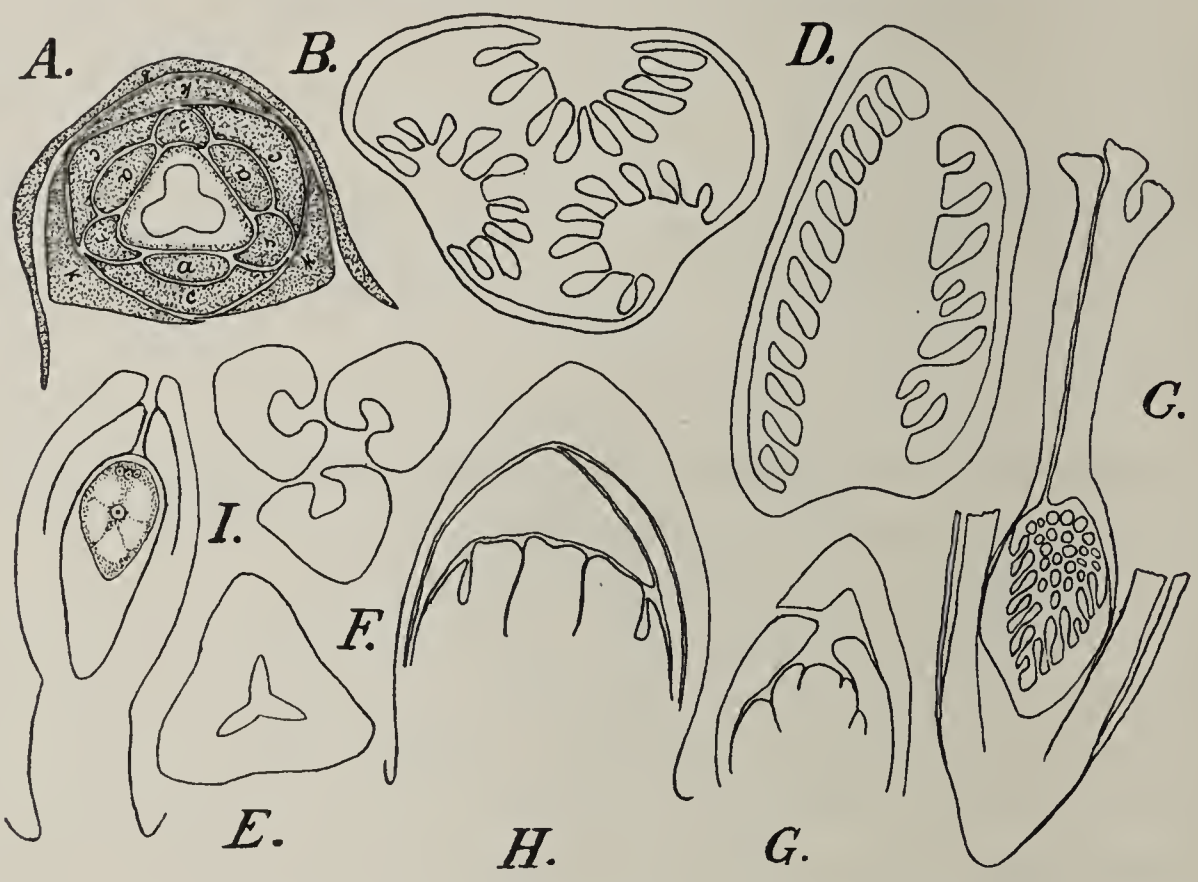



Fig. 1. Bau von Blüte und Gynoeceum. *A* Querschnitt durch eine junge Blüte; Vergr. 60 : 1. *B* Querschnitt durch den Fruchtknoten; Vergr. 29 : 1. *C* Längsschnitt durch den Stempel; Vergr. 18 : 1. *D* Längsschnitt durch den Fruchtknoten; Vergr. 29 : 1. *E* und *F* Querschnitte durch den Griffel; Vergr. 60 : 1. *G* und *H* Längsschnitte durch verschieden alte Knospen; Vergr. 60 : 1. *I* Längsschnitt durch Samenanlage mit Funiculus; Vergr. 150 : 1.

blättern. Sie sind nach dem gewöhnlichen, pentazyklisch trimeren Typus der Monokotylen gebaut (Textfig. 1 *A*). Ihr Blütenstand ist eine Ähre.

Der Kelch, welcher die Blumenkrone einhüllt, besteht aus zwei kleineren, seitlichen und einem größeren, vorderen Blatt. Der innere Perianthkreis setzt sich aus drei gleichförmigen Kronblättern zusammen, die nicht verwachsen, aber durch die zwischen ihnen stehenden Staminodien, welche die drei äußeren Staubblätter vertreten, verbunden sind. Am oberen Ende jedes Staminodiums befinden sich zwei mit zarten Haaren besetzte Schenkel, die nach Engler (Engler und Prantl, II. Teil, 4. Abt., 1888) wahrscheinlich dazu dienen, den von den benachbarten

Antheren abgegebenen Pollen aufzunehmen. Die Staminodien sind kürzer als die drei inneren fruchtbaren Staubblätter. Diese sind am Grunde mit den Kronblättern vereinigt, nur der obere Teil des Staubfadens ist frei. In der Mitte der Blüte befindet sich der Fruchtknoten. Er ist unvollkommen dreifächerig und enthält drei wandständige Plazenten mit sehr zahlreichen geradläufigen, kleinen Samenanlagen (Textfig. 1 *B*, *D*). Der fadenförmige Griffel ist fast doppelt so lang als der Fruchtknoten und endigt an der Spitze mit einer dreilappigen Narbe (Textfig. 1 *C*, *F*). Ein Querschnitt durch seinen unteren Teil zeigt einen dreieckigen Umriß; in seiner Mitte befindet sich ein Kanal, welcher sich in drei Furchen erweitert, die nach den drei Kanten gerichtet sind; durch sie nehmen die Pollenschläuche ihren Weg zur Fruchtknotenhöhle (Textfig. 1 *E*). Die Furchen setzen sich nach unten direkt in die Fruchtknotenfächer fort.

## II. Entwicklung der Blüte.

Querschnitte durch Reihen junger Blüten, die sich an dem obersten Teil des Blütenstandes befinden, lassen den Entwicklungsgang der Blüte leicht verfolgen. Zuerst entstehen die Bracteen, in deren Achseln je eine Blüte sich entwickelt. Diejenigen nebeneinander liegender Blüten decken sich dachziegelartig. Am jungen Vegetationspunkt entstehen zunächst drei Hervorwölbungen, von denen die eine etwas größer ist als die zwei anderen. Sie bilden die ersten Anlagen der Kelchblätter, deren Entwicklung rasch vor sich geht, so daß die Blütenachse schon frühzeitig von einem basalen Kelchring umgeben ist. Die Kelchblätter verlängern sich und umhüllen den übrigen Teil der jungen Knospe (Textfig. 1 *G*, *H*). Vor den Medianen der Kelchblätter, nahe der Insertionsstelle derselben, entsteht je eine weitere Vorwölbung, die sich zu einem Staminodium entwickelt. Wenig vorher sind, mit jenen alternierend, die Anlagen der Kronblätter gebildet worden. Kurze Zeit nachher folgen die drei fruchtbaren Staubblätter nach, die, wie schon vorher erwähnt wurde, am Grunde mit den Petalen vereinigt sind. Nach dem deutlichen Hervortreten der Kronblätter beginnt sich das Gynöceum zu entwickeln. Es entstehen anfangs, mit dem inneren Staubblattkreis alternierend, am Scheitel der Blütenachse drei Gewebehöcker, die sich rasch verbreitern und miteinander in Berührung treten. Aus diesen drei Gewebehöckern entwickeln sich die Karpelle, an deren Verwachsungsstellen sich drei Wülste, die Plazenten, nach innen vorwölben. Während des Wachstums der Blüte verbreitert sich

der Fruchtknoten. Es entstehen dadurch Hohlräume, in welche sehr schnell die Samenanlagen hineinwachsen (Textfig. 1 *I*).

Bei der Entwicklung der Blüte erscheint also das Gynöceum zuletzt. Während man an den Staubblättern schon die Antheren erkennen kann, zeigt das Gynöceum noch keine Differenzierung.

## III. Die Staubblätter.

### 1. Entwicklung und Bau der Antheren.

Im vorhergehenden Abschnitt habe ich die Entstehung der drei fruchtbaren Staubblätter bereits berührt. Im folgenden soll ihre weitere Entwicklung, insbesondere diejenige der Antheren geschildert werden.

Aus den Hervorwölbungen zwischen den Petalen und der Blütenachse entstehen bald Gewebehöcker, welche mit fortschreitendem Wachstum einen elliptischen Querschnitt erhalten. Eine Differenzierung in verschiedene Gewebe ist auf diesem Stadium noch nicht eingetreten. Nur die Epidermiszellen heben sich von den übrigen Gewebeschichten deutlicher ab (Textfig. 2 *A*); auch ist noch nichts zu bemerken von einer Differenzierung in Filament und Anthere. Wenn im weiteren Verlaufe der Entwicklung Staubfaden und Staubbeutel unterschieden werden können, erhält der Querschnitt der Anthere mehr und mehr die Form eines Trapezes, dessen kürzere Parallelseite eingebuchtet ist; in der Mitte des Querschnittes kann man die Anlage des Leitbündels bemerken. Die Ecken des Querschnittes zeigen eine schwache Hervorwölbung nach außen (Textfig. 2 *B*). Während dieser Zeit strecken sich die subepidermalen Zellen in radialer Richtung und teilen sich periklin. Die in der Mitte der sich differenzierenden Antherenfächer gelegenen Zellen, welche als Urmutterzellen der Pollenkörner zu betrachten sind, unterscheiden sich durch ihre Größe von den Zellen der beiden subepidermalen und der epidermalen Schichten (Textfig. 2 *C*). Durch weitere perikline Teilungen in den subepidermalen Schichten entstehen um die Urmutterzellen vier Zellschichten (Textfig. 2 *D*), welche die Antherenwandung bilden. Gleichzeitig entstehen durch Teilung der Urmutterzellen die Pollenmutterzellen. In diesem Stadium haben die Pollensäcke ihre endgültige Form angenommen, und die Anthere bekommt einen Querschnitt, wie er für die meisten Angiospermen charakteristisch ist.

Die innerste der vier Zellschichten, die den Pollensack umgeben, hat ein etwas anderes Aussehen als die übrigen, ihre Zellen sind im Querschnitt mehr quadratisch. Nach einiger Zeit strecken sie sich

schwach in radialer Richtung, ihre Kerne nehmen an Größe zu und die Zellen füllen sich mit dichtem Plasma; durch ihre intensive Färbung lassen sie sich jetzt leicht von den übrigen Wandzellen der Anthere unterscheiden, sie bilden das Tapetum. Nun beginnt eine Vergrößerung der Pollensäcke, die sich bei den Pollenmutterzellen und Tapetenzellen in einer Zunahme ihres Volumens äußert. Diese führt in den Pollenmutterzellen alsbald zur ersten Zellteilung, indes in den Tapetenzellen nur eine Kernteilung stattfindet, die von keiner Zellplattenbildung gefolgt ist, so daß die Zellen zweikernig werden.

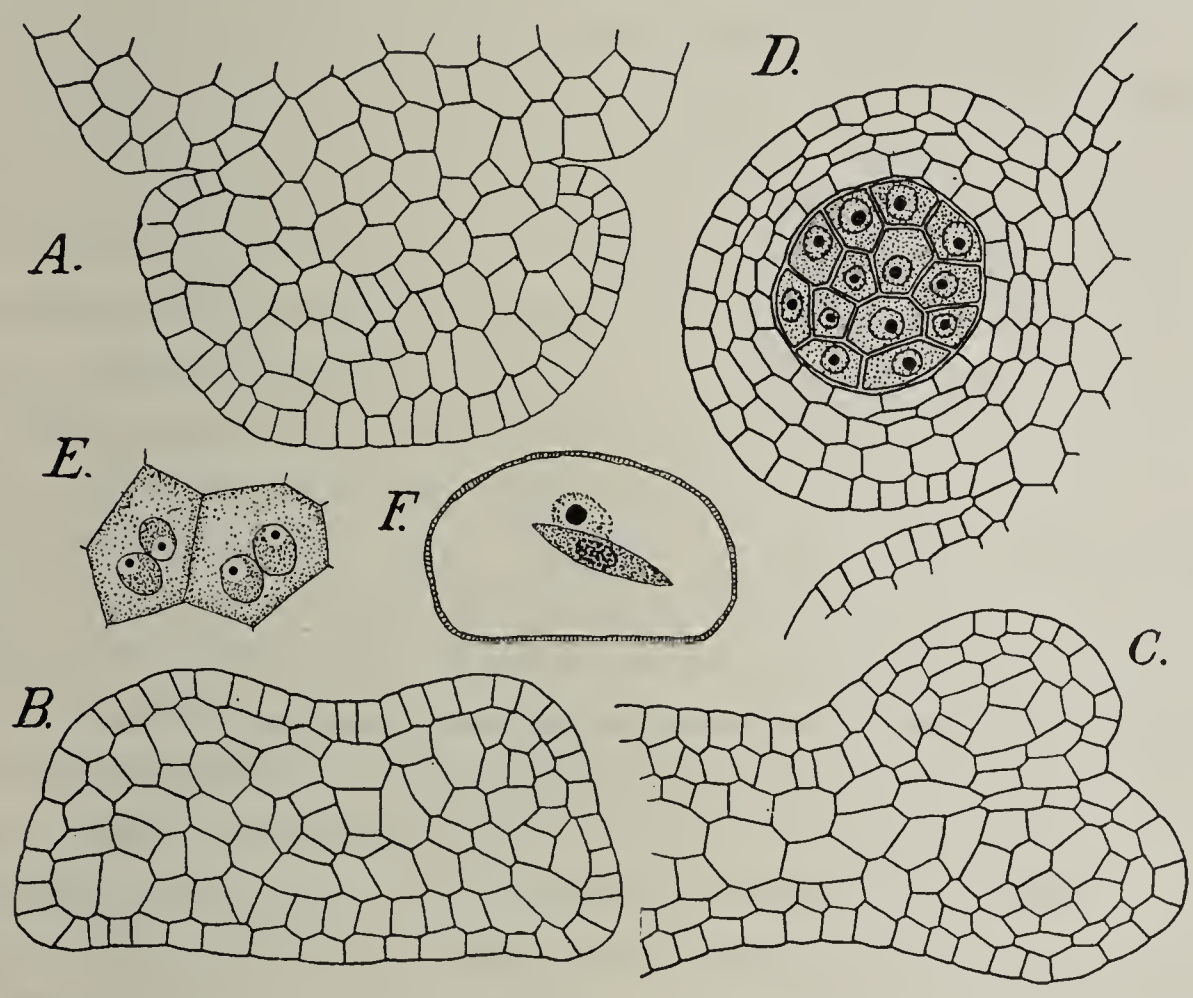



Fig. 2. Entwicklung der Anthere. *A* Querschnitt durch ein noch junges Staubblatt, vor der Differenzierung in Anthere und Filament; *B* durch die Anthere eines Staubblattes nach Ausbildung von Filament und Anthere; *C* durch eine Antherenhälfte mit epidermalen und subepidermalen Schicht- und Pollenurmutterzellen in den sich ausbildenden Pollensäcken; *D* durch einen Pollensack mit vierschichtiger Wand und Pollenmutterzellen; *A—D* Vergr. 400 : 1. *E* zweikernige Tapetenzellen vom Wandbelag eines Pollensackes; Vergr. 620 : 1. *F* Längsschnitt durch ein Pollenkorn, mit vegetativem Kern und generativer Zelle; Vergr. 650 : 1.

Mit der weiteren Entwicklung der Antheren und der Bildung der Tetraden vergrößern sich die beiden Kerne der Tapetenzellen; nirgends aber konnte ich eine zweite Teilung derselben beobachten. Es finden sich in den Antheren von Xyris indica überall regelmäßig zweikernige Tapetenzellen (Textfig. 2 *E*). Zweikernige Tapetenzellen sind bekanntlich schon bei vielen, sowohl mono- wie auch dikotylen Pflanzen nachgewiesen worden. Koernicke (1896, pag. 159) hat sie zum Bei-

spiel bei Triticum gefunden, Golinski (1893, pag. 8) bei Triticum und Secale, Tannert (1905, pag. 17) bei Avena sativa, Lagerberg (1909, pag. 42) bei Adoxa moschatellina usw. Mottier (1897, pag. 120) erwähnt für die Tapetenzellen von Podophyllum, daß eine einzige Zelle oft zwei oder drei, selbst noch mehr Kerne enthielt, die sich gleichzeitig teilen konnten. Während der Entwicklung der Tetraden vergrößern sich die Tapetenzellen noch mehr. Sie verlieren ihre regelmäßige Form und einzelne derselben greifen etwas in den Antherenraum hinein. Während der endgültigen Ausbildung der Pollenkörner werden die Tapetenzellen mehr und mehr resorbiert, so daß die Vermutung, daß ihre Substanz zum Aufbau der Pollenkörner, speziell ihrer Exine verwendet werde, auch hier begründet erscheint. Ein Periplasmodium, d. h. eine Verschmelzung des Plasmas der Tapetenzellen, konnte ich nie beobachten; die Zellen bewahren ihre Individualität.

In seiner Arbeit: „Über die Bedeutung der Periplasmodien“ gibt Hannig an (1911, pag. 359), daß „das typische Verhalten bei den Pollenkörnern der Angiospermen die Auflösung der Tapete ist“. Sicher ist aber, wie er weiter schreibt, „daß keinesfalls bei allen Phanerogamen ein Plasmodium gebildet wird. Denn für eine Pflanze, Sarracenia, hebt Shreve zweimal ausdrücklich hervor, daß zu keiner Zeit die Tapetenzellen zwischen die Sporen einwandern. Wenn also für einen einzigen Fall erwiesen ist, daß die Plasmodiumbildung unterbleibt, dann könnte dies leicht weiter verbreitet sein, als sich aus der Literatur ersehen läßt“.

Die auf die Tapetenzellen nach außen folgende Zellage erfreut sich einer nur kurzen Lebensdauer. Ihre Zellen werden schnell desorganisiert und zusammengedrückt, weshalb sie auch Strasburger als „die zu verdrängende Schicht“ bezeichnete. Eine Zeitlang sind diese Zellen noch als schmale Lamellen sichtbar. Zwischen der letztgenannten Schicht und der Epidermis befindet sich die sogenannte fibröse Schicht, welche sich später zum Endothecium ausbildet. Die Epidermiszellen sind in den ersten Stadien der Entwicklung beinahe isodiametrisch; sie strecken sich nach und nach in der Richtung der Längsachse der Anthere. Die Wand der reifen Anthere besteht also nur aus zwei Zellschichten: der Epidermis, deren Zellen nach außen gewölbt sind, und der fibrösen Schicht. Die Tapetenzellen und die „zu verdrängende Schicht“ sind ganz verschwunden.

## 2. Tetradenteilung und Entwicklung des Pollenkorns.

Während sich in der oben erwähnten Weise die Ausbildung der Antherenwandung vollzieht, zeigen die Pollenmutterzellen ein intensives

Wachstum. Sie sind voneinander durch sehr zarte Lamellen getrennt und erscheinen auf den Schnitten vier- bis sechseckig, oft in einer Richtung etwas stärker gestreckt. Der Kern nimmt einen großen Teil des Zellumens ein und übertrifft diejenigen der Antherenwandzellen bedeutend an Größe. Er befindet sich gewöhnlich im Zentrum der Zelle, nur selten kommt es vor, daß seine Lage sich etwas nach der Zellwandung zu verschoben hat.

Bevor ich zur Beschreibung der verschiedenen Entwicklungsstadien der Pollenmutterzellen übergehe, möchte ich zum voraus bemerken, daß es nicht in meiner Absicht liegt, an dieser Stelle auf die Fragen der Chromosomenreduktion näher einzutreten. Die Meinungen hierüber sind ja entsprechend den großen Schwierigkeiten, welche derartige Untersuchungen bieten, noch stark differierend, und selbst die eingehendsten Spezialuntersuchungen vermochten die Gegensätze in dieser Frage nicht zu beseitigen. Ich beschränke mich daher im folgenden auf eine kurze, möglichst objektive Darstellung dessen, was ich beim Studium der allgemeinen Entwicklung der Pollenkörner bezüglich der Chromosomenreduktion zugleich beobachten konnte.

Es wurden für diese Untersuchungen zwei Färbungsmethoden angewendet: diejenige mit Safranin und Gentianaviolett und die Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain. Die letztgenannte Färbung hat sich als besser erwiesen. In den jungen, noch ruhenden Kernen (Taf. VI, Fig. 1) scheint die chromatische Substanz in ziemlich geringer Menge enthalten zu sein. Sie befindet sich an der Kernwandung, wie auch im Kernraum in Form von kleinen Körnchen. Ein Fadennetz ist zu dieser Zeit noch nicht ausgebildet. Ob die letztgenannten Chromatinkörnchen Prochromosomen oder Gamosomen seien, wie sie manche Autoren bezeichnen (Rosenberg 1907, pag. 398), muß ich dahingestellt lassen. Was die parallele Lage der Körperchen anbetrifft, so schien eine solche allerdings da und dort vorhanden zu sein, doch kann dies nicht mit aller Sicherheit behauptet werden. Mit der weiteren Entwicklung der Mutterzellen vergrößern sich die Chromatinkörnchen, und diejenigen, welche an der Kernwand gelagert waren, treten mehr in das Innere des Kerns und werden unter sich durch feine Lininfäden verbunden, die zu dieser Zeit den ganzen Kernraum durchziehen (Taf. VI, Fig. 2). Nach kurzer Zeit beginnt der Kerninhalt eine einseitige Lagerung anzunehmen, wobei die Fadenzüge an manchen Stellen parallel verlaufen (Taf. VI, Fig. 3); es entsteht somit eine präsynaptische Paarung der Chromatinelemente. Mit dem nächsten Stadium hat die Kontraktion des Kerninhalts zugenommen, und mit Taf. VI, Fig. 4 bekommen wir

den höchsten Grad der synaptischen Phase, die ich beobachten konnte. Das Spirem ist hier ziemlich zusammengeballt, weshalb man auch den Verlauf der einzelnen Fäden nicht gut verfolgen kann. Beobachtet man aber im Kernraum diejenigen Fäden, welche frei laufen, so wird man feststellen können, daß auch auf diesem Stadium je zwei einander genähert sind und parallel verlaufen. Was die Nukleolen anbetrifft, ist deren Zahl verschieden; neben einem großen Nukleolus, der excentrisch gelagert ist und meist zwei Vakuolen einschließt, befinden sich noch etliche kleine von verschiedener Größe.

Mit dem folgenden Stadium beginnt eine neue Periode im Entwicklungsgang des Kerns. Die Pollenmutterzellen weichen jetzt auseinander, runden sich ab und nehmen kugelige Form an. Ihr Cytoplasma zeigt feinwabige bis deutlich vakuolige Struktur. Der ganze Kernraum wird wieder durch ein lockeres Spirem ausgefüllt (Taf. VI, Fig. 5). Die Fäden erscheinen aber hier dicker als im vorangegangenen Leptonemastadium (vergl. mit Taf. VI, Fig. 2). Sie sind aus den früher parallel verlaufenden dünnen Fäden entstanden; doch ist zu bemerken, daß eine vollständige Konjugation der Doppelfäden, wie sie manche Forscher bei verschiedenen Pflanzen gefunden haben, nie beobachtet werden konnte. Immer waren noch Stellen vorhanden, wo bei genauer Einstellung ihre Entstehung aus zwei Fäden wahrzunehmen war. Nach gewisser Zeit, und zwar kurz vor der Segmentierung des Fadens, findet eine kleine Kontraktion desselben statt. Die parallel verlaufenden Fäden bleiben entweder dicht aneinander liegen oder trennen sich. Sehr oft sind sie umeinander gedreht, so daß es schwer ist, auf den ersten Blick zu sehen, ob die Fäden parallel verlaufen; wenn man aber eine gerade Strecke des Kernfadens vor sich hat, dann kann man mit größerer Deutlichkeit auch auf diesem Stadium beide Reihen nebeneinander verfolgen. In Taf. VI, Fig. 6 sehen wir rechts zwei Fäden noch ganz dicht nebeneinander liegen; dagegen verlaufen ungefähr durch die Mitte des Kerns zwei mehr getrennte Fäden. Aus diesem sogenannten Strepsinemastadium entstehen durch Segmentierung die Doppelchromosomen. Ihre Formen sind sehr verschieden. Oft erscheinen sie als mehr oder weniger zusammengebogene Stäbchen oder auch als geschlossene Ringe, manche wieder sind wie **V**, **U** oder ∞ förmig (Taf. VI, Fig. 7). Die Chromosomenpaare beginnen sich nachher allmählich zu verkürzen und zu verdicken, so daß alle ungefähr dieselbe Größe erhalten und von fast isodiametrischer Form erscheinen; teilweise befinden sie sich ohne jede Ordnung in der Kernhöhle zerstreut, manche wieder haften an der Kernwandung.

Wir haben somit das sogenannte Stadium der Diakinese vor uns (Taf. VI, Fig. 8). Die Doppelchromosomen treten bei diesem Stadium ganz deutlich hervor, man kann sie hier am besten zählen. Die beiden Chromosomen eines Paares liegen fast immer dicht beisammen, nur selten ist ein größerer Zwischenraum zwischen denselben offen. Bei diesem, wie auch beim Stadium, wo die Chromosomenpaare in der Äquatorialplatte sich befinden (Taf. VI, Fig. 9). konnte ich deren Zahl auf 16 feststellen. Die haploide Chromosomenzahl von Xyris indica beträgt also 16. Ob in den vegetativen Kernen eine zweimal größere Chromosomenzahl vorkommt, war leider unmöglich festzustellen, da die Chromosomen ihrer Kleinheit und dichten Lagerung wegen schwer zu zählen sind.

Die Zwischenstadien von der Diakinese bis zur Anlage der Äquatorialplatte, sowie die Entstehung der Spindelfasern konnte ich nicht verfolgen. Sie scheinen ebenfalls sehr schnell vor sich zu gehen. Beim Stadium der schon ausgebildeten Äquatorialplatte ist das Cytoplasma der Pollenmutterzelle in zwei verschiedene Zonen differenziert: in eine äußere schmale Zone an der Peripherie der Zelle, die ziemlich durchsichtig und substanzarm erscheint, und eine innere, die viel dichter ist und aus körnigem Plasma besteht. Die Spindelfasern der Kernfigur sind in der Pollenmutterzelle fast parallel gerichtet, es bilden sich keine zugespitzten Pole. Ähnliche Spindelfiguren wurden schon von Juel bei den Pollenmutterzellen von Carex acuta nachgewiesen. Er schreibt darüber (1900, pag. 652): „Die Kernfigur hat eine weniger gewöhnliche Form, indem die Bündel der Spindelfasern fast parallel gerichtet sind. Nur die peripherischen konvergieren sehr wenig gegen die Längsachse. Die Kernfigur hat also keine Pole, sondern endigt beiderseits in einem breiten Felde.“ Juel nennt diese Kernspindelfigur nach Strasburger's (1900, pag. 124) Terminologie „diarch-apolar“, auch bei vegetativen Zellen phanerogamer Pflanzen hat Němec (1899, pag. 217) solche Kernspindelfiguren nachgewiesen. Ferner gehört auch die charakteristische diarch-apolare Spindelfigur der sich teilenden Spirogyra-Kerne, welche schon von vielen Forschern und zuletzt von Tröndle (1911, pag. 600—607) konstatiert worden ist, hierher.

Nachdem sich die Gemini in der Kernplatte angeordnet haben, beginnen die Chromosomen auseinander zu weichen und entfernen sich in entgegengesetzter Richtung (Taf. VI, Fig. 10). Wenn die letzten ihren Bestimmungsort erreicht haben und die Chromosomenknäuel bilden, beginnen sich die Verbindungsfasern seitlich vorzuwölben, so daß zuletzt eine fast kugelförmige achromatische Figur entsteht (Taf. VI, Fig. 11). Zu

dieser Zeit beginnt auch die Ausbildung der Zellplatte, welche senkrecht zur Längsachse der Spindel gerichtet ist.

Im weiteren Verlauf der Anlage einer neuen Zellwand verbreitert sich der Phragmoplast so lange, bis die Zellplatte die Wand der Pollenmutterzelle erreicht hat und er so die Form eines breitgedrückten Ellipsoids erhalten hat. Gleichzeitig mit den Spindelfasern strecken sich auch die Tochterknäuel, und zwar fast parallel zur Zellplatte. Die Tochterkerne erhalten daher eine schmal langgestreckte Form (Taf. VI, Fig. 12). Meistens passen sie sich der Form ihrer Zellen etwas an, indem sie sich leicht krümmen. In parallel zur ersten Teilungswand der Pollenmutterzellen geführten Schnitten erscheinen die Kerne kreisförmig (Taf. VI, Fig. 13), sie haben also die Form stark abgeplatteter Ellipsoide. Die Chromatinsubstanz der Kerne erscheint in Form kleiner Körnchen, die im Kernraum, wie auch an der Kernwand verteilt sind. Was den Nukleolus anbetrifft, erscheint er meistens in Einzahl, seine Lage kann verschieden sein (Taf. VI, Fig. 12 u. 13), selten aber konnte ich ihn in der Mitte des Kerns beobachten. An dieser Stelle möchte ich darauf hinweisen, daß bei vielen bis jetzt untersuchten monokotylen Pflanzen, nach der ersten Teilung der Pollenmutterzellen, die Tochterkerne niemals vollständig in den Ruhezustand übergehen und auch bei manchen kein Kernkörperchen auftritt. Von Triticum z. B. sagt Koernicke (1896, pag. 165): „Nukleolen sind hierbei nie zu bemerken. Auch habe ich nie einen Ruhezustand der Kerne beobachten können.“ Was die Kernkörperchen bei Lilium und Tradescantia anbelangt, äußert sich Miyake (1905, pag. 112): „Ob sie überhaupt bei diesen Pflanzen nicht vorkommen oder ob sie zwischen den Chromatinfäden verborgen sind, muß dahingestellt bleiben.“ Wir finden in der Literatur noch viele andere Fälle, wo erwähnt wird, daß die betreffenden Kerne keine Nukleolen enthalten. Wir sehen also, daß Xyris indica hierin, wie in der Form der Kerne, eine Ausnahme unter den Monokotylen macht.

Nach der ersten — heterotypischen — folgt bekanntlich bei den Pollenmutterzellen eine zweite — homöotypische — Kernteilung. Ich konnte sie nicht näher verfolgen, weswegen ich direkt zur Besprechung der fertig ausgebildeten Tetraden übergehe. Es entstehen zwei Formen von Tetraden; bei der einen, welche häufiger vorkommt, liegen alle vier Zellen in einer Ebene (Taf. VI, Fig. 14), bei der zweiten befinden sich die Zellen in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen (Taf. VI, Fig. 15).

Nahe der rechtwinkligen Kante jedes der vier Quadranten befindet sich der fast ellipsoidische, mit einem ziemlich großen Nukleolus ver-

sehene Kern (Taf. VI, Fig. 14). Die Lage desselben ist bei allen Zellen einer Tetrade dieselbe. Sie ist, wie wir nachher sehen werden, sehr günstig für die Feststellung der nachfolgenden Teilung des Kerns, bei der Bildung der generativen und vegetativen Zelle. Das Cytoplasma jeder Zelle erhält eine spezielle Differenzierung, und zwar erscheint es an der äußeren Wand stark vakuolig, um den Zellkern herum dagegen ganz dicht (Taf. VI, Fig. 14, 15). Beim Betrachten der Tetrade als Ganzes kann man also sagen, daß an ihrer Peripherie ein Ring von vakuoligem Cytoplasma vorhanden ist, welcher mit fortschreitender Entwicklung der Tetrade an Breite abnimmt. Das Erscheinen dieser Vakuolen hängt mit dem der Tetradenbildung nachfolgenden Wachstum zusammen, bei welchem eine Vergrößerung der Zellräume ohne entsprechende Vermehrung des Plasmas erfolgt. Erst später werden die Zellen der Tetrade cytoplasmareicher; die Vakuolen beginnen zu verschwinden, so daß die fertigen Pollenkörner nun ganz von dichtem, körnigem Cytoplasma ausgefüllt sind. Interessant ist, daß die Pollenkörner während des ganzen Verlaufes ihrer Entwicklung in Tetraden zusammen bleiben, was bekanntlich nur von verhältnismäßig wenigen Pflanzen bekannt ist.

Bei beiden Formen von Tetraden gestaltet sich der weitere Entwicklungsgang der Pollenkörner genau gleich.

Auf Taf. VI, Fig. 15, welche die zweite Tetradenform darstellt, befinden sich die Kerne in Vorbereitung zur Teilung; ihre Chromatinsubstanz tritt deutlicher hervor und die Kerne selbst erscheinen lockerer als in Fig. 14, welche ein etwas jüngeres Stadium wiedergibt.

Die Bildung der generativen Zelle, wie auch die Teilung des primären Pollenkerns erfolgen in der für die Monokotylen typischen Weise. Ganz genau hat diesen Vorgang zuerst Strasburger (1908, pag. 523—527), bei seiner Untersuchung verschiedener Lilium-Arten, beschrieben. Bei Xyris indica findet der Prozeß der Kernteilung in folgender Weise statt: Die ausgebildete Kernspindel steht senkrecht zur Zellmembran, ihre Fasern vereinigen sich nicht zu einer Spitze, sondern endigen einerseits einzeln in der Hautschicht der Mutterzelle, anderseits frei im Innern des Pollenkorns. Der speziellen Anordnung der Fasern schreibt Strasburger (1908, pag. 524) in diesem Falle eine gewisse Bedeutung zu; er sagt: „Diese Ausbildung der Kernspindel gestattet nämlich ihren Chromosomen bis an das äußerste Ende der Spindelfasern zu rücken, der Anlage des generativen Kerns somit bis dicht an die Hautschicht des Pollenkorns zu gelangen.“ Dies trifft auch für die Teilungsfigur von Xyris zu, und es erscheint uns nun auch die kon-

stante Lage des primären Pollenkerns verständlich; denn läge er nicht nahe der Zellwand, so könnten die Spindelfasern kaum bis zur Hautschicht gelangen. Taf. VI, Fig. 16 stellt einen Längsschnitt durch zwei nebeneinander liegende Zellen einer Tetrade dar, in welchen sich der Verlauf der Fasern während der Kernteilung gut beobachten läßt. Die Spindelfiguren beider Kerne liegen hier senkrecht zueinander; diese Anordnung kommt aber seltener vor, meist liegen sie in derselben Richtung. Die Chromosomenzahl ist in diesem Teilungsschritt bedeutend schwieriger als in der Reduktionsteilung festzustellen. Nachdem die Chromosomen auseinander gewichen sind, wird zwischen ihnen die Zellplatte anfangs parallel zur Längsachse des Pollenkorns ausgebildet. Sie biegt sich später uhrglasförmig und trifft schließlich mit ihrem Rande die Pollenzellwand. Während des Umbiegens strahlen die Fasern am einen Ende, nachdem sie sich von der vegetativen Kernanlage losgelöst haben, nach allen Richtungen frei in das Innere der vegetativen Zelle (Taf. VI, Fig. 18).

Während der Bildung der Scheidewand zwischen vegetativer und generativer Zelle verkürzen sich die Fasern allmählich und schließlich verschwinden sie gänzlich. Die kleinere generative Zelle ist von der größeren vegetativen völlig getrennt, liegt aber noch eine Zeitlang der primären Pollenmembran an (Taf. VI, Fig. 19). In allen vier Zellen einer Tetrade findet die Kernteilung gleichzeitig und an entsprechenden Oberflächenstellen statt (Taf. VI, Fig. 17). Die Chromosomengruppe des entstehenden generativen Kerns erscheint etwas gekrümmt und so dem Winkel zwischen den zwei senkrecht aufeinander stehenden Wänden der Pollenzelle leicht angepaßt; eine ähnliche Biegung bekommen im Querschnitt zunächst auch die ausgebildeten generativen Kerne (Taf. VI, Fig. 20). Der Größenunterschied zwischen den Kernen der generativen und vegetativen Zellen ist schon bald nach vollzogener Teilung sehr bedeutend, dasselbe gilt auch von den Nukleolen. Die beiden Kerne unterscheiden sich außer in ihrer Größe auch durch ihre Struktur und ihren Chromatingehalt. Der generative Kern ist sehr dicht und speichert intensiv Farbstoffe auf; dagegen färbt sich der chromatinärmere vegetative Kern weniger stark, auch befindet er sich im Gegensatz zum generativen Kern in vollkommenem Ruhezustand und gleicht in seinem Bau einem typischen vegetativen Kern (Taf. VI, Fig. 19). Mit der weiteren Entwicklung des Pollenkorns erfährt die generative Zelle verschiedene Gestalts- und Lageveränderungen, bis sie schließlich meist in Form einer Spindel im Inneren der vegetativen Zelle liegt. Während dieser Veränderungen hat sie an Größe wenig

zugenommen, dagegen ist die vegetative Zelle bedeutend gewachsen. Genaue Angaben über die Form- und Lageveränderungen der generativen Zelle in den letzten Entwicklungsphasen des Pollenkorns sind zuerst von Strasburger (1908, pag. 526) beschrieben worden: „Sie [die generative Zelle] beginnt sich zu strecken, geht dabei aus der linsenförmigen Gestalt allmählich in die spindelförmige über und drängt sich entsprechend vor. In dem Maße, als sie sich streckt, wird ihre Ansatzstelle an der Pollenwandung schmäler. Dementsprechend nähern sich dort einander die Hautschichtränder der eingestülpten Zelle. Bald kommt der Augenblick, wo die generative Zelle nur noch mit einem schmalen Ende die Pollenwandung berührt, schließlich verläßt sie diese vollständig, während gleichzeitig der vorgedrängte Teil der Hautschicht der vegetativen Zelle sich von ihrem in der Peripherie verbleibenden Teile abschnürt.“ Diese Beobachtungen Strasburger's wurden durch Friemann (1910) für eine ganze Reihe weiterer Fälle bestätigt. Meine Befunde an Xyris indica decken sich mit denjenigen der genannten Autoren durchaus. Bei einem noch jungen Pollenkorn sehen wir eine erste Änderung in der Form der generativen Zelle, sie streckt sich nämlich nach der Mitte des Pollenkorns und nimmt statt der ursprünglich linsenförmigen (Taf. VI, Fig. 19) eine ungefähr glockenförmige Gestalt an (Taf. VI, Fig. 21). Die Ansatzstelle der generativen Zelle an der Pollenwandung wird dadurch fast um die Hälfte reduziert. Schließlich bekommen wir ein Stadium, bei welchem die generative Zelle nur noch mit einem schmalen Ende die Pollenwandung berührt (Taf. VI, Fig. 22). Der Kern ändert, entsprechend der Form der Zelle, seine Gestalt ebenfalls. Er paßt sich überhaupt, während der Gestaltsveränderungen der generativen Zelle, ihrer Form stets an.

Alle Zwischenstadien von der linsenförmigen bis zur spindelförmigen generativen Zelle aufzufinden war unmöglich, auch waren solche Stadien, wie sie die Taf. VI, Fig. 21 u. 22, darstellen, recht selten. Dagegen konnte ich zahlreiche spindelförmige generative Zellen beobachten, so daß wir annehmen dürfen, daß dieses Stadium längere Zeit andauert.

Die spindelförmige generative Zelle befindet sich meist in der Mitte des Pollenkorns, ist aber nicht immer in der Richtung seiner längeren Achse gestreckt, wie es sonst bei anderen Pflanzen der Fall ist, ihre Lage kann in bezug zur Längs- und Querachse des Pollenkorns sehr verschieden sein (Taf. VI, Fig. 23 und Textfig. 2 *F*).

Die Lage der generativen Zelle kann in bezug auf den vegetativen Kern, wie aus den diesbezüglichen Figuren zu ersehen ist, verschieden

sein. Sehr oft erhält man den Eindruck, als ob die generative Zelle bei ihrem Vordringen den vegetativen Kern verschoben habe.

Immerhin scheinen mir beim Hineindringen der generativen Zelle in das Pollenkorn beide Zellen mitzuwirken. Ich kann mich also der Ansicht jener Autoren, die, wie z. B. Strasburger (1908, pag. 525) und Lagerberg (1909, pag. 48), glauben, daß bei diesem Prozeß sich nur die vegetative oder nur die generative Zelle beteilige, nicht anschließen. Vielmehr neige ich der Ansicht Friemann's zu, der auf Grund seiner Untersuchungen an einer ganzen Reihe von Pflanzen sich folgendermaßen ausdrückt (1910, pag. 40): „Nach allen diesen Beobachtungen scheinen mir die Vorgänge, welche sich als Beziehungen zwischen der generativen und vegetativen Zelle eines Pollenkorns darstellen, sich nicht erklären zu lassen aus der Tätigkeit nur einer dieser Zellen. Vielmehr ist es wohl annehmbarer, beide Zellen als tätig aufzufassen. Der aktive Anteil der einzelnen Zelle ergibt sich aus den Beobachtungen wahrscheinlich je nach der Pflanze als variabel. Eine genaue Scheidung dieses Anteils läßt sich bei dem heutigen Stande unseres Wissens wohl noch nicht machen, da die Kenntnis der inneren Bedingungen der beobachteten äußeren Vorgänge fehlt."

Nachdem die generative Zelle Spindelform angenommen hat, erfolgt nach einiger Zeit ihre Teilung; im Gegensatz zu vielen anderen Pflanzen, wo die Teilung erst im Pollenschlauch stattfindet. Strasburger (1908, pag. 527) glaubt „in solchen Fällen, wo der generative Kern schon innerhalb des Pollenkorns sich teilt, diese Teilung in peripherischer Lage stattfände und eine Verschmelzung der beiden Protoplasten durch Auflösung der trennenden Hautschichten hierauf sich vollzöge. Ein solcher Vorgang könnte an sich einfacher erscheinen, doch müßte er erst nachgewiesen werden, zunächst halte ich ihn auf Grund meiner Erfahrungen nicht eben für wahrscheinlich." Auch in den Resultaten meiner Untersuchungen findet die oben erwähnte Vermutung Strasburger's keine Bestätigung, da die Teilung der generativen Zelle nicht an der Peripherie, sondern höchstwahrscheinlich im Innern des Pollenkorns stattfindet. Vor der Teilung befindet sich der generative Kern in der Mitte der Zelle und füllt den Raum zwischen den beiden Wänden fast ganz aus, so daß nur eine dünne Schicht von Cytoplasma zu unterscheiden ist. Die Kernteilung selbst konnte ich nicht in den Details verfolgen, da Zelle und Kern ziemlich klein und schmal sind. Bevor ich zur Besprechung der Spermakerne, die durch Teilung des generativen Kerns entstehen, übergehe, möchte ich kurz daran erinnern, daß bekanntlich viele Autoren den Spermakernen jeg-

liches Eigenplasma absprechen und sie als völlig nackte Kerne bezeichnen. Es fehlt aber auch nicht an gegenteiligen Angaben. Lagerberg (1909, pag. 49 und 56) z. B. gibt an, daß die Spermakerne von Adoxa moschatellina L. nicht nur im Pollenkorn, sondern auch im Pollenschlauch von Eigenplasma umgeben sind, und belegt seine Behauptung mit entsprechenden Zeichnungen, in denen die Spermakerne von deutlichen Plasmahüllen umgeben sind. Ob die in den Pollenkörnern meiner Präparate enthaltenen Spermakerne Eigenplasma besitzen oder als nackte Kerne erscheinen, vermag ich nicht bestimmt zu sagen. In Präparaten, die mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt sind, erscheint in der Umgebung der Spermakerne eine schmale Zone, die durch ihre dunklere Färbung vom übrigen Cytoplasma des Pollenkorns sich unterscheidet (Taf. VI, Fig. 25). Man könnte diese dunkel gefärbte Substanz eventuell als Cytoplasma von Spermazellen betrachten. Auch nach Anwendung der Färbungsmethode von Ehrlich-Biondi-Heidenhain konnten keine einwandfreien Resultate erhalten werden. Es erscheinen bei dieser Behandlung — namentlich deutlich im Querschnitte — um die Spermakerne schmale helle Ringe (Taf. VII, Fig. 26), die ganz wohl bloße Kontraktionsräume sein können.

Im Pollenschlauch scheinen auch bei unserer Pflanze die Spermakerne nackt zu sein (Taf. VII, Fig. 27).

Den vegetativen Kern konnte ich im Pollenschlauche nirgends beobachten, er scheint auf diesem Stadium bereits aufgelöst zu sein. Im reifen Pollenkorn ist er von rundlicher oder ellipsoidischer Form, in ganz alten Stadien erscheint er unregelmäßig, verschwommen, was wohl auf die beginnende Auflösung hindeuten könnte.

Zum Schluß möchte ich noch erwähnen, daß in einem und demselben Pollensack die Spermakerne nicht in allen Pollenkörnern gleichzeitig entstehen; ich konnte sehr oft Pollenkörner mit noch ungeteilter generativer Zelle neben solchen, bei denen die Spermakerne schon vollständig ausgebildet waren, beobachten.

Während der Ausbildung des Pollenkorns entstehen in den späteren Stadien an der Exine niedrige, nebeneinander liegende Warzen, die aber an zwei Stellen fehlen. Die Membram bleibt an denselben unverdickt. Es sind dies die Poren, welche den Austritt des Pollenschlauches ermöglichen sollen.

## IV. Entwicklung des Embryosackes.

Die Samenanlagen erscheinen zunächst als kleine aufrechte Höcker an der Oberfläche der Placenta. Ihre Entwicklung erfolgt ziemlich

langsam. Zunächst läßt sich an der jungen Anlage eine Streckung der epidermalen Zellen in radialer Richtung beobachten. Ungefähr zu gleicher Zeit, wo die Pollenmutterzellen der Antheren schon im Begriff sind sich zu teilen, erscheint unter der Epidermis der Samenanlage eine plasmareiche Zelle, die Archesporzelle (Textfig. 3 *A*). Sie unterscheidet sich zunächst in ihrer Größe nicht wesentlich von den benachbarten Zellen. Erst nachher, wenn an der Peripherie des Nuzellus die Anlagen der Integumente sichtbar werden, hebt sie sich deutlicher von den umgebenden Zellen ab (Textfig. 3 *B*). Während die Nuzelluszellen

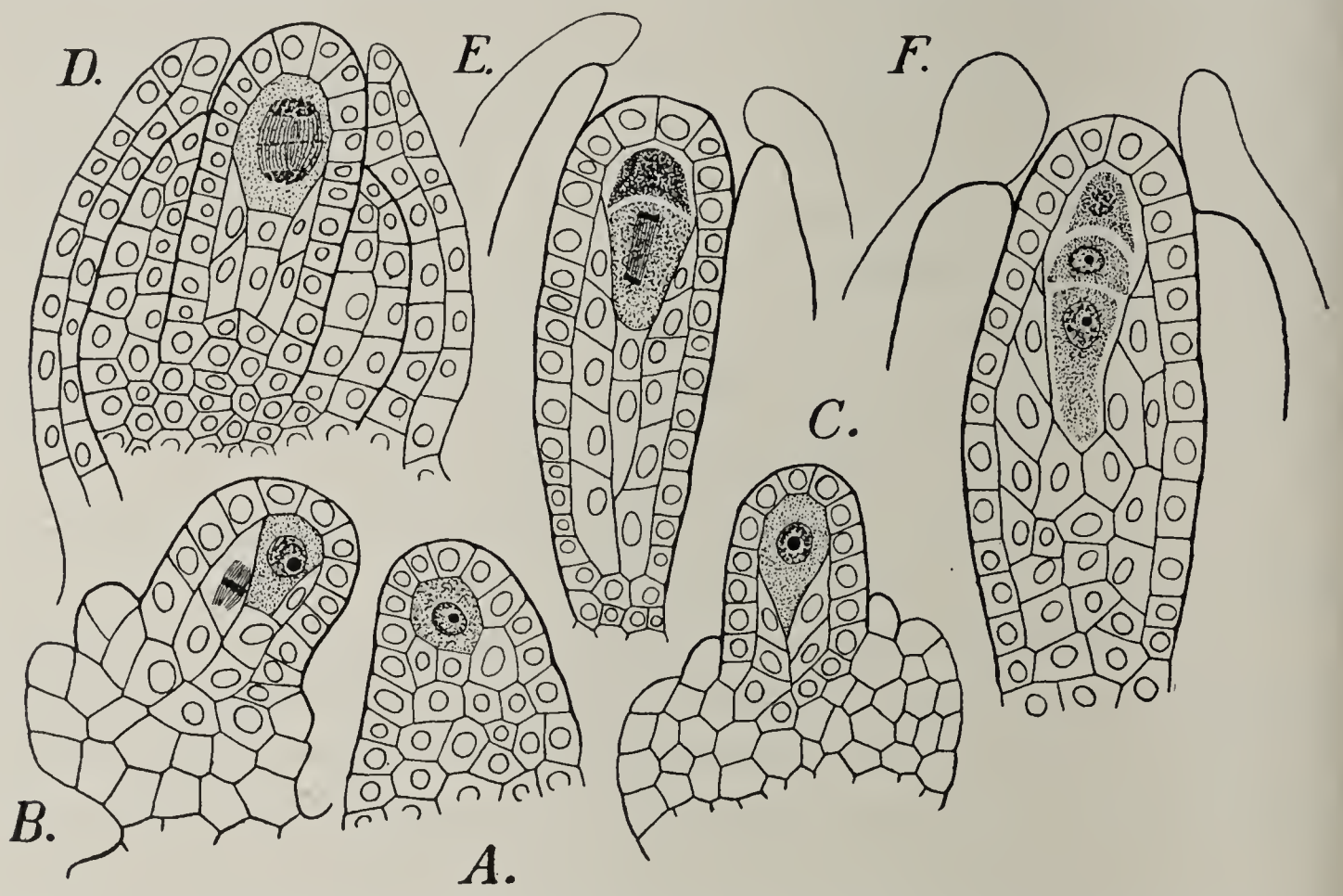



Fig. 3. Entstehung der Embryosackmutterzelle und Tetradenteilung. *A* Junge Samenanlage mit subepidermaler Archesporzelle vor der Differenzierung der Integumente; *B* und *C* mit den Anlagen der beiden Integumente; die Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle; *D* erste Teilung der Embryosackmutterzelle; *E* Kernteilung in der unteren der beiden Tochterzellen; *F* die drei Deszendenten der Embryosackmutterzelle, von denen die unterste sich zum Embryosack entwickelt. Vergr. 413 : 1.

im nächsten Stadium durch Teilung sich vermehren, nimmt die Archesporzelle an Größe zu. Sie ist im ausgewachsenen Zustande oft an ihrem basalen Ende keilförmig zugespitzt (Textfig. 3 *C*). Sie gliedert keine Tapetenzelle ab, wie dies bei vielen Pflanzen vorkommt, sondern wird direkt zur Embryosackmutterzelle. Ihr Kern befindet sich fast immer in zentraler Lage.

Bekanntlich entstehen bei vielen Pflanzen durch zweimalige Teilung der Embryosackmutterzelle (Makrosporenmutterzelle) vier Enkelzellen

(Makrosporen), von denen nur eine sich zu einem Embryosack ausbildet. Groß ist aber auch die Zahl der Pflanzen, bei denen die Embryosackmutterzelle nur in drei oder zwei Zellen zerfällt, und auch solche Fälle, wo die Tetradenteilung überhaupt unterbleibt und die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack wird, sind nicht selten.

Bei Xyris indica gehen aus der Embryosackmutterzelle drei Zellen hervor.

Den Verlauf der ersten mit der Chromosomenreduktion verbundenen Teilung konnte ich nicht so eingehend verfolgen, wie es bei der Teilung der Pollenmutterzelle möglich gewesen war. Auch war es mir unmöglich, in diesem Teilungsvorgang die Zahl der Chromosomen festzustellen. Nachdem die Zellplatte der ersten Teilung in halber Höhe der Embryosackmutterzelle sich ausgebildet hat (Textfig. 3 *D*), zerfällt dieselbe in zwei fast gleiche Hälften. Die untere der beiden Zellen streckt sich während des nachfolgenden Wachstums des Nuzellus in die Länge und es erfolgt durch eine weitere Querwand eine Teilung derselben in zwei Enkelzellen (Textfig. 3 *E*). Die obere Zelle bleibt ungeteilt, ihr Kern beginnt früh zu degenerieren. Von den drei Deszendenten der Embryosackmutterzelle entwickelt sich die unterste zum Embryosack. Schon kurz nach ihrer Entstehung unterscheidet sie sich (Textfig. 3 *F*) in Form und Größe von den beiden anderen Zellen. Auch die Kerne der drei Zellen sind zu dieser Zeit von verschiedener Form und Struktur; in der obersten Zelle ist der Kern fast ganz aufgelöst und nur noch in Form intensiv färbbarer Überreste des Chromatins erkennbar. In der mittleren Zelle dagegen hat der Kern seine ursprüngliche Form fast ganz beibehalten; dagegen hat sich derjenige der untersten Zelle etwas in die Länge gezogen und sich in den oberen Teil der Zelle verlagert. Die Form und Lage der drei Zellen ändert sich schnell. Mit dem Heranwachsen der unteren Zelle zum Embryosack werden die oberen zwei Zellen mehr und mehr verdrängt.

Während dieser Entwicklungsvorgänge im Innern des Nuzellus sind die Integumente, die, wie bei den meisten Monokotylen, in Zweizahl erscheinen, bedeutend gewachsen. Zuerst erscheint das innere Integument als kleiner Wulst an der Basis des Nuzellus, kurz darauf tritt auch das äußere Integument als eine Hervorwölbung unterhalb der Ansatzstelle des inneren Integumentes auf, und zwar schon auf einem Stadium, wo die Embryosackmutterzelle ihre definitive Größe noch nicht erreicht hat (Textfig. 3 *B*). Das Wachstum der Integumente geht rasch vor sich, und zwar zunächst derart, daß das äußere das innere Integument überholt (Textfig. 3 *D*). Während der Tetraden-

bildung wölben sich die Integumente mehr und mehr über den Scheitel des Nuzellus (Textfig. 3 *E*, *F*), bis sie schließlich im Stadium des zweikernigen Embryosackes den Nuzellus vollständig umschlossen haben. Zwischen den herangewachsenen Integumenten bleibt vorn eine schmale Spalte offen, die den Mikropylenkanal bildet (Textfig. 4 *A*). Beide Integumente sind zweischichtig, nur an der Stelle, wo sie an der Ausbildung des Mikropylenkanals beteiligt sind, entstehen manchmal durch vermehrte Zellteilungen drei bis vierschichtige Wülste, die einen Mikropylenhügel bilden.

Während dieser Zeit finden auch am Nuzellus verschiedene Veränderungen statt; durch mehrmalige Teilung seiner Zellen hat er bedeutend an Größe zugenommen. Die Zellen seiner äußersten Schicht strecken sich mit Ausnahme derjenigen der Chalazaregion in radialer Richtung (Textfig. 4 *A*). Gleichzeitig ändern auch die Zellen der inneren Nuzellusschichten ihre Form.

Die Oberflächenzellschicht des Nuzellus — ausgenommen dessen Mikropylen- und Chalazaregion —, die Außenseite des inneren Integumentes, sowie der vom inneren Integument gebildete Teil des Mikropylenkanals sind von gelblich gefärbten, kutikularisierten Membranen umgeben. Die Unterbrechung derselben an der Mikropylen- und Chalazaregion gestattet oben den Pollenschläuchen den Durchtritt und an der Basis die Zuleitung der Nährstoffe aus der Chalaza zum Embryosacke.

Die Kutikularisierung der Membranen ist schon auf den ersten Entwicklungsstadien der Samenanlage deutlich zu erkennen (Textfig. 3 *A*, *B*). Bei der weiteren Entwicklung der Samenanlage halten sie Schritt mit dem Wachstum derselben. In den Abbildungen sind sie durch dicke Striche bezeichnet. Die Bedeutung der kutikularisierten Membranen für die Samenanlage wird später bei der Besprechung der Samenschalenentwicklung zu besprechen sein.

Kehren wir vorerst zur Besprechung der weiteren Entwicklung des Embryosackes zurück. Schnitte mit einkerniger Embryosackzelle konnte ich öfters auffinden, so daß man annehmen darf, daß dieses Stadium längere Zeit andauert. Die ganze Zelle ist zunächst von feinkörnigem Plasma ausgefüllt. Erst während der ersten Teilung des Kerns und der Größenzunahme der Zelle erscheinen Vakuolen im Plasma. Die beiden Tochterkerne wandern ein jeder gegen einen Pol des Embryosackes hin, wo sie von dichterem Plasma umgeben werden (Textfig. 4 *A*). Die Vakuolen sammeln sich in der Mitte der Zelle an, so daß sich fast das ganze Plasma an den beiden Enden des Embryosackes anhäuft. Auf diesem Stadium sind auch die Reste der beiden

oberen Zellen noch zu beobachten; die untere derselben erscheint aber stärker degeneriert als die obere. Dies läßt wohl annehmen, daß in den weiteren Stadien, wo oberhalb des Embryosackes nur noch eine Kappe vorhanden ist, diese als Überrest der oberen Zelle zu betrachten sein wird. Auf das zweikernige Stadium folgt die Verdoppelung der beiden Kerne. Von den entstandenen Kernpaaren, die schief zur Längsachse des Embryosackes liegen, befindet sich je ein Kern einem Pole genähert, während die beiden anderen etwas mehr nach der Mitte des Embryosackes gelagert sind. Alle vier Kerne sind kugelförmig und

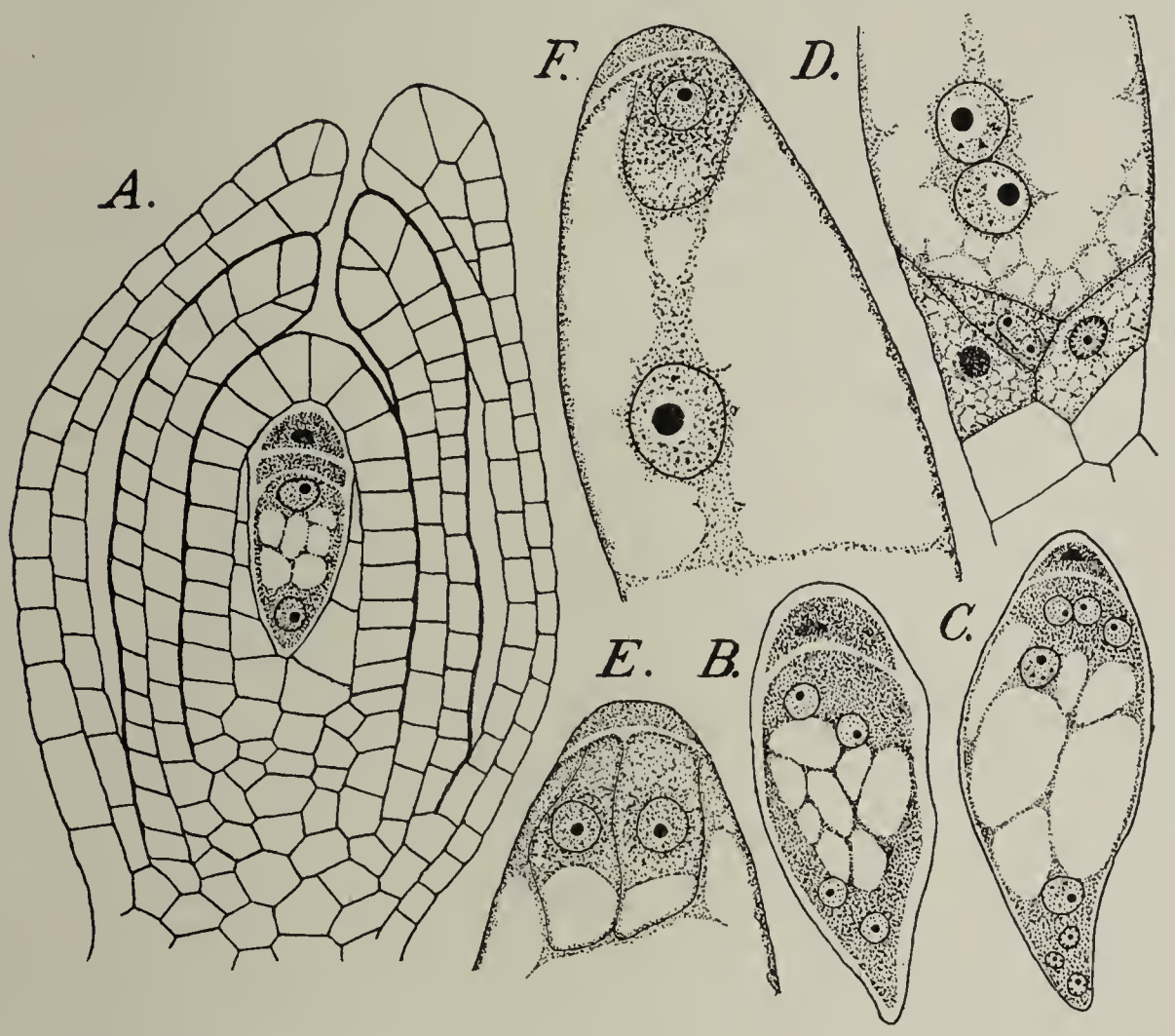



Fig. 4. Entwicklung des Embryosackes. *A* Zweikerniger Embryosack mit den Resten der degenerierenden Tetradenzellen; Vergr. 490 : 1. *B* vierkerniger Embryosack; *C* achtkerniger Embryosack; Vergr. 620 : 1. *D* unteres Ende des Embryosackes mit den drei Antipodenzellen und den Polkernen; *E* und *F* Synergiden und Eizelle desselben Eiapparates mit primärem Endospermkern und Überresten der obersten degenerierten Zelle; *D*—*F* Vergr. 1040 : 1.

besitzen je einen Nukleolus (Textfig. 4 *B*). Der Embryosack zeigt zu dieser Zeit ein intensives Wachstum, das ein Zerquetschen und Absorbieren der benachbarten Nuzelluszellen zur Folge hat. Eine besonders starke Dehnung findet im oberen Teil des Embryosackes statt.

Das Stadium des achtkernigen Embryosackes konnte ich ebenfalls auffinden, doch nur auf einer solchen Entwicklungsstufe, wo zwar die acht Kerne noch frei im Embryosack liegen, aber bereits in den Ruhe-

zustand gelangt sind. Am oberen Ende des Embryosackes liegen in dichtem Plasma drei Kerne von gleicher Form und Größe; um diese bilden sich nachher die Zellen des Eiapparates und zwar ist anzunehmen, daß der mittlere der drei Kerne zum Kern der Eizelle wird und die zwei seitlichen zu Synergidenkernen bestimmt sind. Am unteren Ende des Embryosackes befinden sich ebenfalls drei Kerne, die sich von den oberen drei deutlich unterscheiden. Sie sind kleiner und von anderer Struktur, mit dem umgebenden Plasma füllen sie den schnabelförmigen Teil des Embryosackes vollständig aus. Die zwei übrigen, den beiden Kerntetraden entstammenden Kerne befinden sich fast gleichweit von den beiden Polen des Embryosackes entfernt. Sie bilden die zwei Polkerne, die durch ihre Größe schon hier sich leicht von den übrigen Kernen des Embryosackes unterscheiden lassen. Beide sind von gleicher Größe und enthalten, wie die übrigen sechs freien Kerne, je ein Kernkörperchen (Textfig. 4 *C*). Es darf nicht unerwähnt gelassen werden, daß ich dieses Stadium in meinen Präparaten nur einmal beobachten konnte; auch Stadien des vierkernigen Embryosackes waren sehr selten; man kann also daraus vielleicht schließen, daß die beiden letzten Teilungsschritte im Embryosack sehr rasch vor sich gehen, wie dies auch von zahlreichen anderen Forschern erwähnt wird.

Dagegen dauert nach der Bildung der acht Kerne die Ausbildung des befruchtungsfähigen Embryosackes ziemlich lang. Zunächst wandern die beiden Polkerne gegen einander, oder der eine zum anderen hin, so daß sie bald in der unteren oder oberen Region, bald in der Mitte des Embryosackes aufeinander treffen. In der Textfigur 4 *D* sehen wir einen Fall, wo sich die Polkerne in der Nähe der Antipoden begegnen. Während der Annäherung und Verschmelzung der Polkerne werden den übrigen sechs freien Kernen bestimmte Mengen von Plasma zugeteilt. Am Mikropylenende bildet sich der Eiapparat, am unteren Ende des Embryosackes entstehen die drei Antipodenzellen. Ihre Form kann verschieden sein, sie passen sich den räumlichen Verhältnissen des Embryosackes an, der zu dieser Zeit auch am unteren Ende durch Auflösung der benachbarten Nuzelluszellen an Breite zunimmt. Die Antipodenzellen sind in Form und Größe normal entwickelt und beginnen früh zu degenerieren. Schon in Embryosäcken mit erst genäherten Polkernen (Textfig. 4 *D*) sehen wir, daß die Antipodenkerne in Auflösung begriffen sind, und zwar erfolgt dieselbe nicht in allen drei Antipodenzellen gleichzeitig. Die Kerne des Eiapparates und die beiden Polkerne haben inzwischen ihre Form wenig geändert, sondern nur an Größe zugenommen, besonders die Polkerne. Die beiden bei-

sammen liegenden Polkerne sind von einer dünnen Plasmaschicht umgeben, von welcher schwache Plasmastränge in den Embryosack hinausstrahlen und ein längerer Strang die Verbindung der Polkerne mit dem Eiapparat herstellt. Später verschmelzen die beiden Polkerne miteinander, ihre Nukleolen bleiben aber zunächst noch unvereinigt. Nach der völligen Verschmelzung besitzt der primäre Endospermkern einen großen, etwas exzentrisch gelagerten Nukleolus, der durch seine intensive Färbung sehr scharf hervortritt. Der sekundäre Embryosackkern selbst ist infolge seiner bedeutenden Größe und seines reichen Chromatingehaltes sehr leicht von seinen Komponenten, den Polkernen, zu unterscheiden. Kurz nach der Verschmelzung erscheinen Kern und Nukleolus von ellipsoidischer Form (Taf. VII, Fig. 28); nach einiger Zeit runden sich beide etwas mehr ab (Textfig. 4 *F*). Durch die ganze Länge des Embryosackes verläuft zu dieser Zeit ein Zytoplasmastrang, der den primären Endospermkern mit den Polen des Embryosackes verbindet. Die Antipoden sind zu dieser Zeit bereits ganz aufgelöst, nur hie und da sind noch Überreste derselben aufzufinden. Schon aus diesem Grunde kann daher von einer Beteiligung derselben an der Zuleitung von Nährstoffen, welche für die Entwicklung des Embryos und des Endosperms nötig sind, nicht die Rede sein. Nach der Ausbildung des Eiapparates erscheinen die Synergiden in der Ansicht zunächst als zwei ungefähr rechtwinklige Dreiecke, in deren unteren zwei Ecken je eine Vakuole zu beobachten ist. Die Eizelle befindet sich fast in der Mitte des Eiapparates und bedeckt einen Teil der beiden Synergiden; sie erscheint auf diesem Stadium fast birnförmig und ungefähr um ein Drittel kürzer als die Synergiden (Taf. VII, Fig. 28). Nach kurzer Zeit streckt sich der ganze Eiapparat in die Länge, die Synergiden bekommen eine länglich-sackförmige Gestalt, ihre Vakuolen vereinigen sich und bilden je eine große Vakuole, die den ganzen unteren Teil der Synergide einnimmt (Textfig. 4 *E*). Auch die Eizelle nimmt bedeutend an Breite und Länge zu (Textfig. 4 *F*). Die Abbildungen *E* und *F* der Fig. 4 wurden einem und demselben Schnitt entnommen, aber separat gezeichnet, um die Synergiden und die Eizelle besser darstellen zu können.

Kurz vor der Befruchtung verändern die Synergiden ihre Gestalt noch mehr. Sie erscheinen zuletzt stark aufgeblasen, im besonderen sind ihre Vakuolen bedeutend größer geworden. Der primäre Endospermkern wandert zu dieser Zeit den Synergiden zu und schmiegt sich denselben dicht an. Diese neue Lage des primären Endospermkerns neben den Synergiden ist für seine Vereinigung mit dem einen

Spermakern vorteilhaft. Unmittelbar nach der Aufnahme des Spermakerns wandert das Verschmelzungsprodukt nach der Mitte des Embryosackes, wo auch seine erste Teilung stattfindet.

Während der Entwicklung des befruchtungsreifen Embryosackes vollziehen sich auch im Nuzellus etwelche Veränderungen. Die äußerste Zellschicht tritt jetzt noch deutlicher hervor; nur am oberen Ende des Embryosackes erscheinen ihre Zellen etwas lockerer und von unregelmäßiger Form. Die seitlich vom Embryosack liegenden Nuzelluszellen werden durch dessen Wachstum, mit Ausnahme der äußersten Schicht, verdrängt. Infolge der Auflösung der Antipoden und der anschließenden Nuzelluszellen hat der Embryosack auch basalwärts an Länge zugenommen und reicht nun ungefähr bis zur Mitte des Nuzellus. Am unteren Teil des Nuzellus finden bis zu diesem Zeitpunkt mehrmalige Zellteilungen statt, so daß die Zahl der Zellen sich bedeutend vergrößert. Durch ihre Form und den reichen Plasmainhalt sind sie von den angrenzenden Zellen der Integumente und des Funikulus sehr leicht zu unterscheiden. Die Auflösung der äußersten Nuzellusschicht erfolgt erst während der Entwicklung des Endosperms. Bis dahin fällt ihr eine schützende Aufgabe gegenüber dem Embryosack zu. Sie spielt also eine ähnliche Rolle, wie sie manche Autoren dem sogenannten „Tapetum“ vieler Samenanlagen zuschreiben.

## V. Bestäubung und Befruchtung.

Nach Engler (1889, pag. 20) soll die Bestäubung zufolge der verschiedenen Stellung der Antheren und der Narbe, sowie der lebhaft gelbgefärbten Blütenkrone durch Insekten vermittelt werden. Ich bin derselben Ansicht und kann ergänzend beifügen, daß auch die mikroskopische Untersuchung für diese Annahme spricht. Auf Insektenbestäubung deuten nämlich auch die warzige Oberfläche der Pollenkörner sowie der reichliche Pollenbelag der Narben einzelner Blüten des fixierten Materials hin.

Das Öffnen der Staubbeutel geschieht extrors durch zwei seitliche Längsspalten. Während der Anthese findet man stets eine große Menge von Pollenkörnern auf der Narbe, wo auch ihre Keimung stattfindet. Der Pollenschlauch, der durch einen der zwei Keimporen austritt, gelangt in senkrechter Richtung durch den Griffelkanal abwärts in die Fruchtknotenhöhle. Oft konnte ich ein ganzes Bündel von Pollenschläuchen am Grund des Griffelkanals beobachten. Beim weiteren Hineindringen in den Fruchtknoten verteilen sie sich gruppenweise an die einzelnen Samenanlagen. Es tritt dann der sonst bei Angiospermen

nicht sehr häufige Fall ein, daß man mehrere Pollenschläuche in einer Mikropyle beobachten kann. Sie wachsen dann gemeinschaftlich durch den ganzen Mikropylenkanal hinunter und es dringen auch zwei oder noch mehr in den Embryosack ein. In einer größeren Anzahl von Präparaten sind dann als Folge einer solchen Überbefruchtung auch mehr als zwei Spermakerne im Embryosackplasma gefunden worden. Hie und da gelangen auch nicht alle Pollenschläuche in den Embryosack. In einem Fall konnte ich z. B. beobachten, daß ein Pollenschlauch auf der kutikularisierten Membran des Nuzellus ein Stück weit zwischen Nuzellus und innerem Integument hingewachsen war.

Wenn die Pollenschläuche durch die Mikropyle bis zum Scheitel des Nuzellus gelangt sind, erfahren sie an dieser Stelle eine Wachstumshemmung. Das weitere Vordringen durch die einzige Schicht des Nuzellus zum Embryosack geschieht interzellular. Taf. VII, Fig. 27 zeigt einen Pollenschlauch, der die Nuzellusschicht über dem Eiapparat eben durchstoßen hat und im Begriffe ist, in den Embryosack einzudringen.

Das Schlauchplasma ist sehr dicht und färbt sich so intensiv, daß die Beobachtung der Kerne im Pollenschlauch sehr erschwert wird, so lange derselbe sich noch auf dem Wege zum Embryosack befindet. Dagegen kommen die Spermakerne im Embryosack selbst ganz deutlich zum Vorschein. Den vegetativen Kern konnte ich im Pollenschlauch nie beobachten. Er wird wohl, wie ich bereits bemerkte, schon vorher aufgelöst. Jedenfalls verlassen, wie aus Taf. VII, Fig. 26 zu ersehen ist, nur Spermakerne das Pollenkorn.

Über das Verhalten des Pollenschlauches resp. der Pollenschläuche nach ihrem Eintritt in den Embryosack, kann ich nichts Bestimmtes sagen. Auf Längsschnitten durch den Embryosack ist zur Zeit der Befruchtung in der Umgebung der Eizelle ein intensiv gefärbter, ungefähr halbmondförmiger Sack sichtbar, der aus Pollenschlauchplasma besteht. Daß es sich dabei oft um den Inhalt etlicher Pollenschläuche handelt, geht aus dem gelegentlichen Vorhandensein von mehr als zwei Spermakernen in diesem Plasma hervor. Gegen die Vermutung, daß die oben erwähnte halbmondförmige Figur eine Synergide darstellt, in welche sich die Pollenschläuche entleeren, spricht vor allem ihre nach unten scharf zugespitzte Form. Eher könnte es sich dabei um einen Pollenschlauch handeln, der auf dem Wege zwischen den Synergiden bis zum primären Endospermkern gelangt ist und diese Form angenommen hat. Dafür sprechen auch manche Querschnitte durch den Eiapparat. Es sind aber auch Anzeichen vorhanden, die gegen diese Annahme sprechen, so daß ich vorläufig keine bestimmte Deutung dieser

Vorgänge zu geben imstande bin. Jedenfalls handelt es sich dabei um eigenartige Befruchtungsverhältnisse, die noch einer speziellen Untersuchung bedürfen. Ich gedenke später diesbezügliche Untersuchungen vorzunehmen. Ebenso war es mir unmöglich, wegen der Lage der Eizelle und des sich intensiv färbenden Plasmas, welches während der Befruchtung den Eiapparat meist vollständig verdeckt, den Übertritt des Spermakerns in die Eizelle und die Verschmelzung beider Kerne zu beobachten. Daß aber eine Befruchtung der Eizelle stattfindet, ist sicher anzunehmen, darauf weist schon der Umstand hin, daß in der Nähe der Eizelle sehr oft ein Spermakern zu beobachten ist. Dagegen konnte der Übertritt eines Spermakerns zum primären Endospermkern und die Verschmelzung mit demselben gut verfolgt werden. Zunächst legt sich der Spermakern der Oberfläche des primären Endospermkerns an (Taf. VII, Fig. 29). Erst nach einiger Zeit verschmelzen beide, wobei das Verschmelzungsprodukt an Größe zunimmt. Es findet also eine Doppelbefruchtung statt, wie sie nun schon bei vielen Angiospermen nachgewiesen ist. Nach Strasburger (1900, pag. 304) und anderen Autoren ist diese Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem primären Endospermkern nicht als eigentliche, generative, sondern als vegetative Befruchtung aufzufassen, deren Zweck darin gesehen wird, daß infolge der Verschmelzung der beiden Kerne der primäre Endospermkern zur Weiterentwicklung und raschen Teilungstätigkeit angeregt wird.

## VI. Entwicklung des Embryos.

Die befruchtete Eizelle liegt am oberen Ende des Embryosackes in Zytoplasma eingebettet. Sie ist selbst zunächst noch plasmaarm (Textfig. 5 *A*). Reste des Pollenschlauchinhalts sind noch zu sehen, wenn der junge Embryo schon mehrzellig geworden ist. Die erste Teilung der Eizelle erfolgt erst, wenn im Wandbelag des Embryosackes schon zahlreiche Endospermkerne vorhanden sind; es bildet sich eine Querwand senkrecht zur Längsachse der Eizelle, so daß zwei Zellen von gleicher Größe und etwa halbkugeliger Form entstehen (Textfig. 5 *B*). Es kommt auch vor, daß die erste Teilung der Eizelle nicht in horizontaler, sondern in mehr oder weniger schiefer Richtung stattfindet. Auch waren zweizellige Embryonen zu beobachten, an denen die gegen die Mikropyle gerichtete Zelle ihre Schwesterzelle an Größe übertrifft. Im allgemeinen unterscheidet sich der zweizellige Embryo in seiner Größe nicht wesentlich von der Eizelle. Die weiteren Teilungen werden eingeleitet durch eine Teilung der scheitelständigen Zelle durch eine

Wand, die die erste horizontale unter einem nahezu rechten Winkel trifft (Textfig. 5 *C*). Nach kurzer Zeit teilt sich auch die obere Zelle durch eine schiefe Wand in zwei ungleiche Stücke (Textfig. 5 *F*); schon während der Kernteilung ist eine etwas schiefe Stellung der Äquatorialplatte zu beobachten (Textfig. 5 *D*). Nicht immer erfolgt der zweite Teilungsschritt zuerst in der unteren Zelle, es kommen auch Fälle vor, wo die der oberen Zelle vorausgeht (Textfig. 5 *E*); die Richtung der Teilungswände bleibt jedoch dieselbe. Wir sehen also, daß schon beim Entstehen des vierzelligen Embryo, des sogenannten Quadrantenstadiums, keine ganz bestimmte Regel in der Teilungsfolge innegehalten wird.

Die weiteren Teilungsvorgänge des Embryos verlaufen ebenfalls recht verschieden, so daß es unmöglich ist, ein Schema der Segmentierung aufzustellen. Embryonen im Oktantenstadium wurden nicht aufgefunden. Später (Taf. VII, Fig. 36 u. 38) entsteht im Innern des Embryos ein Komplex von kleinen Zellen, die durch schiefe Wände von größeren, peripheren getrennt sind. Mit dem Unterschied in der Zellgröße geht auch eine auffallende Ungleichheit der Kerne einher. Die größten Kerne im Embryo erreichen fast Endospermkerngröße, während die kleinen ungefähr 2—3mal kleineren Durchmesser haben. Kernteilungsfiguren sind in Embryonen nicht selten anzutreffen, doch gelang es mir nicht, die Zahl der Chromosomen festzustellen. Auch Kerne mit zwei Nukleolen sind auf diesen Stadien oft zu sehen, was die Embryokerne den Endospermkernen (s. pag. 420), die ebenfalls zwei Kernkörperchen enthalten, noch ähnlicher erscheinen läßt. Es lassen sich auf diesen Stadien bereits zwei verschiedene Teile des Embryos unterscheiden. In der dem Embryosack zugewandten Hälfte geht nämlich der Teilungsprozeß schneller vor sich, als in der Mikropylenhälfte, so daß der Scheitel des Embryos an Breite zunimmt.

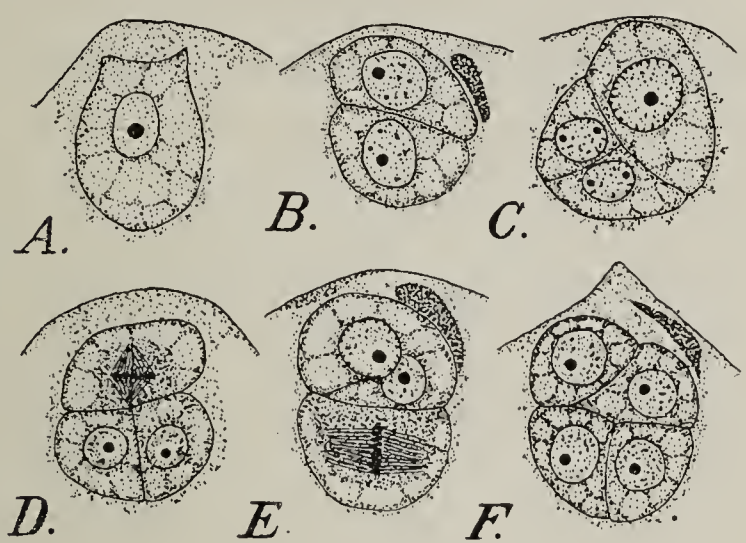



Fig. 5. Entwicklung des Embryos bis zum Quadrantenstadium. *A* befruchtete Eizelle; *B* zweizelliger Embryo mit Überresten des Pollenschlauches; *C* dreizelliger Embryo; *D* Kernteilung in der basalen Zelle; *E* Kernteilung in der distalen Zelle des dreizelligen Embryos; *F* vierzelliger Embryo. Vergr. 620 : 1.

Taf. VII, Fig. 37 stellt einen Querschnitt durch die untere Hälfte des jungen Embryos dar; hier läßt sich noch eine gewisse Regelmäßigkeit in der Entstehung der Zellen beobachten; wir sehen nämlich inner-

halb der vier großen, äußeren Zellen vier gleichgroße, dreieckige kleinere Zellen. In der Mikropylenhälfte dagegen fehlt auch auf Querschnitten eine solche Regelmäßigkeit. Mit der weiteren Entwicklung erhält der Embryo eine mehr kugelige, am Scheitel häufig etwas abgeplattete Gestalt (Taf. VII, Fig. 39 und Textfig. 6). Auf diesen Stadien ist der Embryosack gewöhnlich auch schon vollständig mit Endosperm ausgefüllt, das auch den Embryo völlig umschließt. Auffallend ist die geringe Differenzierung der Zellen des Embryo. Nur die Zellen der oberflächlichen Schicht heben sich von dem Innengewebe etwas ab. Sonst bleibt der Embryo äußerlich wie innerlich völlig ungegliedert. Eine Besprechung ähnlicher Befunde bei anderen Angiospermen und entsprechende Abbildungen finden sich bei Ernst (1913, pag. 256).

Solche ungegliederte Embryonen ohne Suspensor wurden schon von verschiedenen Autoren nachgewiesen. Bei einer mit Xyris nahe verwandten Pflanze, bei Eriocaulon septangulare, aus der Familie der Eriocaulaceae, die von Engler (1912, pag. 138) direkt neben die Xyridaceen gestellt wird, hat R. W. Smith (1910, pag. 285) gefunden, daß der Embryo ebenfalls keinen Suspensor besitzt. Der entwickelte Embryo dieser Pflanze (s. Smith, Pl. XX, Fig. 36) ist demjenigen von Xyris (Textfigur 6) außerordentlich ähnlich. Auch für Arisaema triphyllum hat Gow (1908, Fig. 23, 24) entsprechende Bilder gegeben. Es sei ferner noch verwiesen auf die ungegliederten Embryonen bei verschiedenen Dikotyledonen, wie bei Barringtonia (Treub 1884, pag. 101), Peperomia (Campbell 1901, pag. 103), Nelumbo (York 1904, pag. 167) und Gunnera chilensis (Modilewski 1908, pag. 550).

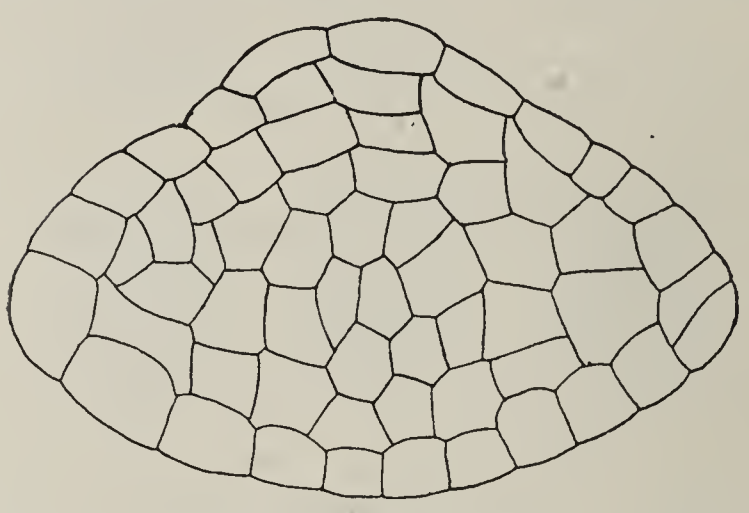


Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch den ausgebildeten Embryo. Vergr. 620 : 1.

## VII. Entwicklung des Endosperms und seines vielkernigen Basalhaustoriums.

Wie schon im Abschnitt über die Entwicklung des Embryosackes erwähnt wurde, findet die Verschmelzung der beiden Polkerne frühzeitig statt, noch bevor der Eiapparat seine endgültige Form erhalten hat. Der primäre Endospermkern, der während der Befruchtung in der Nähe des Eiapparates sich befindet, wandert nach der Verschmelzung

mit dem Spermakern nach der Mitte des Embryosackes, wo auch seine erste Teilung stattfindet. Taf. VII, Fig. 30 zeigt den primären Endospermkern in einer vorgerückten Prophase der Teilung. Der Nukleolus liegt in der Mitte des Kerns und enthält mehrere Vakuolen. Von seiner Peripherie aus gehen dünne Fäden in verschiedenen Richtungen, was wohl annehmen läßt, daß die Substanz des Nukleolus in irgendeiner Weise in den Verlauf der Teilung eingreift. Bekanntlich herrschen über die Rolle des Nukleolus beim Kernteilungsvorgang verschiedene Meinungen. Manche Autoren — wir finden solche z. B. bei Miyake (1905, pag. 101) zitiert — behaupten, daß die nukleolare Substanz wahrscheinlich bei der Chromosomenbildung verbraucht wird. Strasburger (1900, pag. 125) ist dagegen der Ansicht, daß der Nukleolus hauptsächlich das Material zur Bildung der Spindelfasern liefere. Diese Meinung wird auch von Němec (1899, pag. 251), Schmid (1906, pag. 100), Lagerberg (1909, pag. 31) u. a. geteilt. Miyake (1905, pag. 101) dagegen ist geneigt, sich in dieser Frage Strasburger anzuschließen, hält es aber doch nicht für unwahrscheinlich, daß wenigstens ein Teil der Nukleolarsubstanz zur Ernährung der Chromosomen diene.

Von den übrigen Phasen der Teilung des primären Endospermkerns konnte ich die ausgebildete Äquatorialplatte beobachten, ohne jedoch die Zahl der Chromosomen feststellen zu können. Die Spindelfasern verlaufen in der Längsrichtung des Embryosackes (Textfig. 7 *A*). Im nächsten Stadium sehen wir die beiden Tochterkerne kurz nach ihrer Entstehung. Sie enthalten je drei Kernkörperchen, die vielleicht auf die Kerne, aus denen der primäre Endospermkern durch Verschmelzung entstanden ist, hindeuten (Textfig. 7 *B*). Kurz darauf streckt sich der Embryosack mehr in die Länge, ein großer Teil seines Plasmas häuft sich um die beiden Kerne an. Ein Kern verbleibt in der Nähe der Eizelle, der andere wandert nach unten (Textfig. 7 *C*), so daß die beiden Kerne ungefähr dieselbe Stellung im Embryosack einnehmen, wie früher die Polkerne im achtkernigen Embryosacke. Im Vergleich mit dem vorigen Stadium (Textfig. 7 *B*) haben die Kerne an Größe zugenommen und ihre Form geändert. Die drei Kernkörperchen jedes Kerns vereinigen sich wieder zu je einem großen Nukleolus, der sich in der Mitte des Kerns befindet. Auffallend ist, daß der untere Kern von dichterem Plasma umgeben ist als der obere. Diese Erscheinung wird wohl mit der baldigen Entstehung der Haustoriumzelle in Verbindung zu setzen sein. Die Teilung des oberen Endospermkerns konnte ich nicht auffinden, dagegen fand ich in einem Präparat den unteren Kern im Stadium der ausgebildeten Äquatorialplatte.

Spindelfigur, wie auch die Chromosomen sind ähnlich wie bei der Teilung des primären Endospermkerns, sie sind nur entsprechend der geringeren Größe des Kerns von kleineren Dimensionen. Die Spindel, die von dichtem Plasma umgeben ist, nimmt eine etwas schiefe Lage zur Querachse des Embryosackes ein (Textfig. 7 *D*). Auch die aus dieser Teilung hervorgehenden zwei unteren Endospermkerne haben zunächst je drei Kernkörperchen (Textfig. 7 *E*). Bei der weiteren Entwicklung des Endosperms konnte ich in den Kernen niemals drei Nukleolen beobachten, dagegen sehr oft deren zwei. Schon im nächsten Stadium, das uns im unteren Teil des Embryosackes in dichtes Plasma eingebettet vier Endospermkerne zeigt, sehen wir einen Kern mit zwei Nukleolen (Textfig. 7 *F*). Textfig. 7 *G* stellt ein etwas älteres Stadium dar, auf welchem im unteren, dichten Plasma sich bereits mehrere Endospermkerne befinden, die von ellipsoidischer Form sind und sich dadurch von den jüngeren Stadien, wo sie mehr kugelig erscheinen, unterscheiden. Die Zahl der freien Endospermkerne, die aus dem oberen Tochterkern des primären Endospermkerns entstehen, ist ziemlich groß. Sie sind in dem plasmatischen Wandbeleg des Embryosackes in verschiedenem Abstand voneinander verteilt und ragen als kleine Hügel in den Saftraum hinein. Teilungen der Endospermkerne konnte

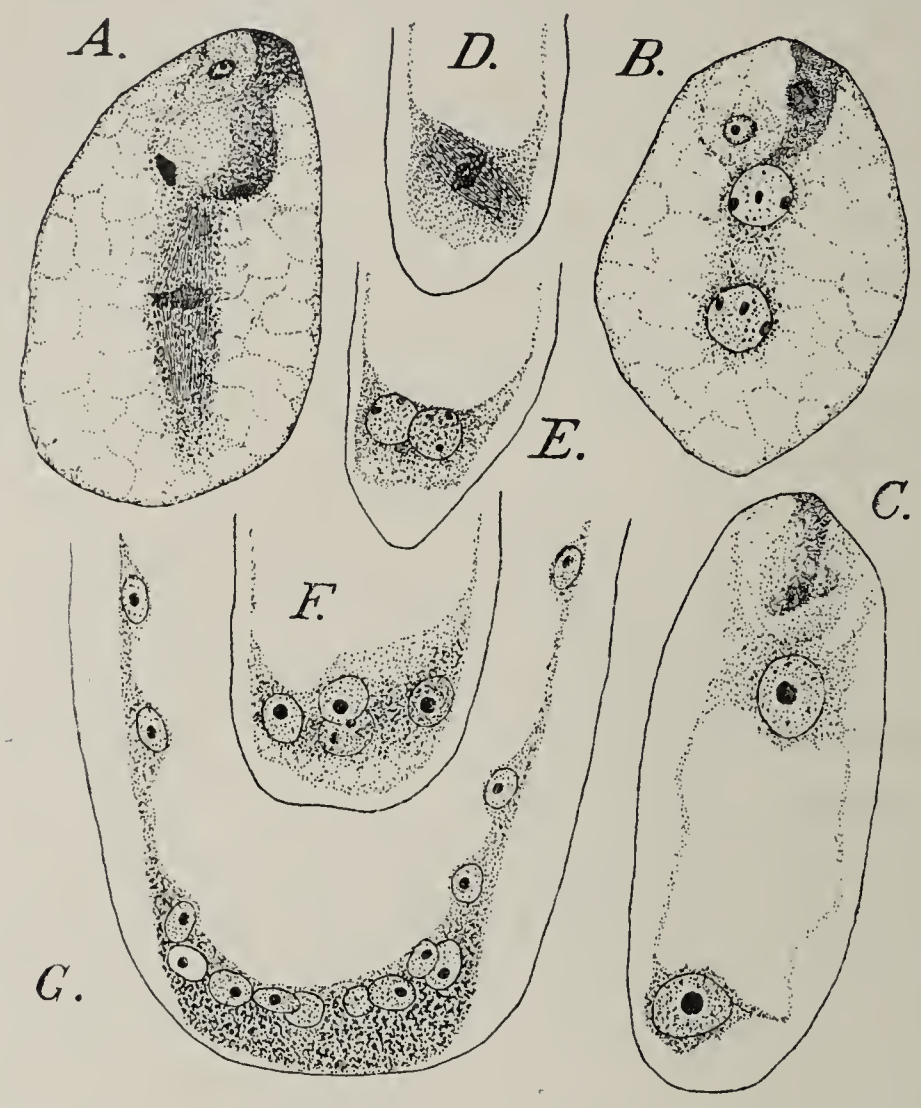



Fig. 7. Erste Stadien der Endospermbildung. *A* Teilung des primären Endospermkerns; *B* Tochterkerne des primären Endospermkerns kurz nach ihrer Entstehung; *C* ein Tochterkern in der Nähe der Eizelle, der andere an der Embryosackbasis von dichtem Plasma umgeben; *D* Teilung des unteren Tochterkerns; *E* zwei Endospermkerne, die aus der Teilung des unteren Tochterkerns entstanden sind; *F* vier Endospermkerne im unteren Teil des Embryosackes; *G* Längsschnitt durch die untere Hälfte des Embryosackes mit Wandbelag und zahlreichen Kernen. Vergr. 490 : 1.

ich vielfach beobachten, sie erfolgen im ganzen Embryosack gleichzeitig. Ihre Bilder erinnern durchaus an diejenigen, die Strasburger in seinem „Botanischen Praktikum“ (1897, Fig. 218) von den Kernen des Wandbelages von Fritillaria gibt.

Der Plasmawandbelag ist am chalazalen Ende besonders stark ausgebildet und enthält auch eine größere Anzahl von freien Kernen. Ein Unterschied derselben von denjenigen des seitlichen Wandbelages ist vorerst noch nicht wahrnehmbar. Zur Zeit der Vielzellbildung, etwa auf dem Stadium des 20-zelligen Embryos (s. pag. 422) wird die plasma- und kernreiche Embryosackbasis vom übrigen Endosperm durch eine Wand als Haustorium abgetrennt. Etwa 20 seiner Kerne häufen sich am vorderen Rand und in der Mitte an und werden allmählich aufgelöst. Nur auf den Seiten bleiben einige Kerne erhalten (Taf. VII, Fig. 31). An Stelle der aufgelösten Kerne sind im Plasma des Haustoriums noch lange größere Mengen von Chromatin sichtbar. Ungefähr gleichzeitig mit der Auflösung der Haustorialkerne erfolgt im Haustorium auch eine reichliche Bildung von Stärke. Später rückt der Vorgang der Stärkebildung allmählich von der Embryosackbasis gegen den Scheitel vor (Textfig. 8 *B*).

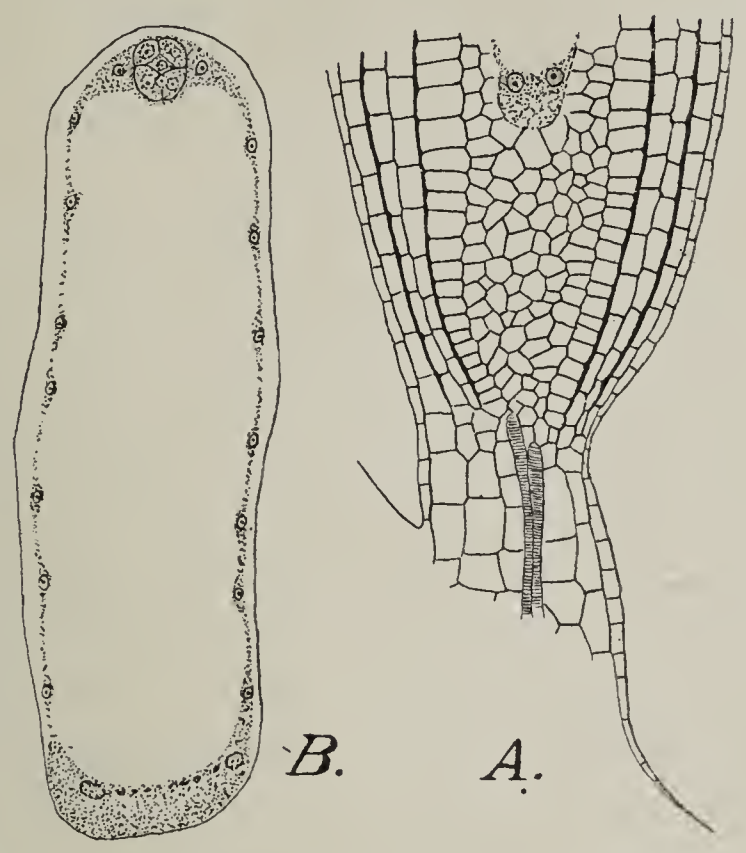



Fig. 8. Teile der Samenanlage zur Zeit der Endospermbildung. *A* basaler Teil der Samenanlage mit kurzem Funikulus, Basis von Nuzellus und Integumenten; Vergr. 200 : 1. *B* Längsschnitt durch den Embryosack mit dünnem, seitlichem Wandbelag und größeren Plasmaansammlungen um den Embryo und an der Basis. Vergr. 150 : 1.

Textfig. 8 *A* stellt den unteren Teil der Samenanlage mit dem Funikulus dar, zur Zeit, da das Endosperm erst begonnen hat sich zu entwickeln; die Chalazagefäße sind ganz deutlich zu beobachten. Die Nuzelluszellen zwischen der Chalaza und dem Embryosack, die als Leitungsgewebe funktionieren, erscheinen zu dieser Zeit noch in großer Zahl. Erst mit der weiteren Entwicklung des Endosperms und der Streckung des Embryosackes nach unten werden sie mehr und mehr resorbiert, bis schließlich nur noch wenige den Embryosack vom Funi-

kulus trennen, auch diese degenerieren nachher bei der Bildung der Samenschale.

Gehen wir jetzt über zur Besprechung der weiteren Entwicklung des Endosperms. Nach Beginn der Stärkebildung im ganzen Wandbelag findet nach kurzer Zeit die Vielzellbildung statt. Taf. VII, Fig. 32 zeigt ein Stück des mit Stärkekörnern angefüllten Embryosackwandbelages in Flächenansicht noch vor der Zellbildung. Zwischen den Stärkekörnern ist das Zytoplasma in Form intensiv gefärbter, schmaler Streifen sichtbar. Die Endospermzellbildung erfolgt etwa auf dem Stadium des 20-zelligen Embryos. Die jungen Endospermzellen, die von fünf- und sechseckiger Gestalt erscheinen, erhalten zunächst sehr zarte Wände, die kaum zu bemerken sind; erst in den nächsten Stadien treten sie deutlicher hervor.

Es werden sehr häufig mehrere Kerne von einer Zelle eingeschlossen (Taf. VII, Fig. 33). Die Größe der Zellen variiert. Im allgemeinen sind diejenigen in der Umgebung des Embryos kleiner, als die weiter entfernten. Mit der weiteren Entwicklung und dem Wachstum des Endosperms nimmt die Zellgröße zu.

Außer der Stärke treten nun in denselben, bei Färbung mit Safranin und Gentianaviolett, dunkelrot gefärbte Kugeln aus Eiweißsubstanz hervor. Im älteren Endosperm erreichen diese Kugeln eine bedeutende Größe, ihr Durchmesser beträgt 7—8 $\mu$. Diese sowie auch ihre Zahl kann in den einzelnen Zellen verschieden sein (Taf. VII, Fig. 35). Während des Auftretens der Eiweißkörner beginnen sich die Endospermkerne allmählich aufzulösen. In denjenigen Zellen, in denen sie noch nicht gänzlich resorbiert sind, treten sie als Körner von unregelmäßiger Gestalt nur noch schwach hervor.

Mit der fortschreitenden Entwicklung des Endosperms wird auch die äußerste Schicht des Nuzellus, mit Ausnahme der kutikularisierten Außenwand, aufgelöst, so daß das Endosperm jetzt unmittelbar von dieser Kutikula umkleidet ist (Taf. VII, Fig. 34). Ohne Kenntnis des ganzen Entwicklungsganges der Samenanlage könnte man bei diesen Stadien über den Ursprung der Kutikula im Zweifel sein, die nun zwischen dem Endosperm und dem inneren Integument liegt. Auch in dem basalen Haustorium (Taf. VII, Fig. 34) haben unterdessen Umwandlungen stattgefunden, über die im nächsten Abschnitt näheres mitgeteilt werden soll. An dieser Stelle möchte ich nur noch kurz auf die Entstehung und Bedeutung des Haustoriums zu sprechen kommen.

Endospermhaustorien sind schon bei vielen Angiospermen nachgewiesen worden, wie z. B. von Billings (1901, pag. 253—318) bei

den Linaceae, Polemoniaceae und Globulariaceae. Bei den Scrophulariaceae wurden sie von Balicka-Iwanowska (1899, pag. 47—68) und Schmid (1906, pag. 103—111) nachgewiesen. Von weiteren Familien mit Haustorien nennt Balicka-Iwanowska noch die Gesneraceae, Pedalinaceae, Plantaginaceae und Campanulaceae. Lang (1901, pag. 149—206) erwähnt Endospermhaustorien für Polypompholyx und Byblis gigantea usw.

Der Bau der Endospermhaustorien ist, worauf hier nicht näher eingetreten werden soll, ein sehr verschiedener. Ein, demjenigen von Xyris ähnliches Haustorium mit zahlreichen Kernen erwähnt Modilewski (1908, pag. 426 und 434) für Urtica Cannabina (Fig. 7) und Urtica pilulifera (Fig. 26). Ein Unterschied besteht darin, daß nach Modilewski die im unteren Teil des Embryosackes in dichtem Plasma eingebetteten Kerne von oben hinabgewandert sind, während sie bei Xyris von dem unteren Tochterkern des primären Endospermkerns abstammen (Textfig. 7 *C*). Auch gibt Modilewski an, daß die Vermehrung der Haustorialkerne nicht durch Teilung erfolge, sondern durch Zuwanderung weiterer Endospermkerne von oben. Bei Xyris hingegen scheint es mir fast sicher zu sein, daß sämtliche Kerne des Haustoriums durch Teilung des unteren, der beiden ersten Endospermkerne, entstanden sind (Textfig. 7 *D*—*G*).

Was die ernährungsphysiologische Bedeutung des Haustoriums von Xyris indica anbetrifft, bin ich geneigt mich der Ansicht Modilewskis (pag. 462 u. 463) anzuschließen, wenn er sagt: „Sie können wahrscheinlich nicht nur die quantitative Vergrößerung der Nahrungszufuhr verursachen, sondern haben auch eine qualitative Funktion, nämlich eine chemische Umwandlung der Stoffe herbeizuführen und die letzteren in eine für die Ernährung der oberen Endospermkerne und des Embryos mehr geeignete Form zu bringen.“ Es scheint mir, daß gerade diese letztere Funktion bei Xyris indica die Hauptrolle spielt, da ja gerade an dieser Partie des Embryosackes die Endospermstärke sich zuerst zu bilden beginnt.

## VIII. Mikrochemisches.

### 1. Bildung von Zellulosebalken im Haustorium.

Die Untersuchung des plasmareichen Basalendes des Embryosackes mit den freien Endospermkernen ergab in älteren Stadien eine teilweise Umwandlung von Plasma in Zellulose. Um den Entwicklungsgang der entstehenden Membranbalken festzustellen, wurden verschiedene Reaktionen ausgeführt. Die in Wasser liegenden Schnitte wurden zu-

nächst, um die Stärke zu entfernen, 4 bis 5 Stunden lang mit konz. Kalilauge behandelt, dann in Wasser ausgewaschen und 20 bis 30 Minuten in Javelle'sche Lauge gelegt; darauf ließ ich Chlorzinkjod einwirken. In Stadien mit ein- bis vierzelligen Embryonen löst sich das basale Protoplasma auf, nur an ihrem unteren Rande ist eine dünne Zellulosewand von ungefähr der Dicke der Membranen der benachbarten Nuzelluszellen sichtbar. Mit der fortschreitenden Entwicklung des Endosperms wird diese Zellulosewand dicker. Sie erreicht schließlich in Samenanlagen mit ausgebildeten Embryonen eine Dicke von 6—8 μ. Von ihr aus gehen aufwärts eine größere Zahl einfacher oder sich wieder verzweigender Zellulosebalken (Textfig. 9 *A*).

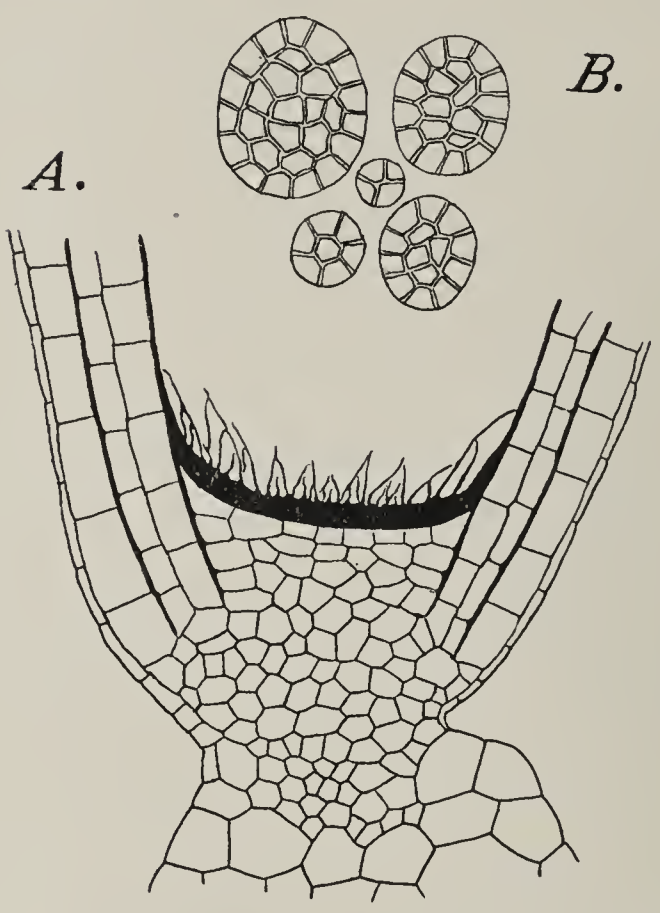



Fig. 9. *A* Basis eines reifenden Samens mit Funikulus, Integumenten, Zellulosebalken im Endospermhaustorium; Vergr. 200 : 1. *B* zusammengesetzte Stärkekörner. Vergr. 620 : 1.

Ähnliche Verhältnisse sind auch schon bei einigen anderen Angiospermen nachgewiesen worden. Es sei hingewiesen z. B. auf die Untersuchungen von Tischler (1899, pag. 5) an Pedicularis palustris und Pedicularis silvatica, Schmid (1906, pag. 111) an Pedicularis verticillata, recutita, tuberosa, Veronica chamaedris, Bartsia alpina, Digitalis purpurea, ambigua; Johow (1899, pag. 515) an der Gattung Gymnosiphon, sowie von Ernst und Bernard (1912, pag. 180) an Burmannia candida und B. Championii.

Bei Xyris indica erscheinen die Zellulosebalken in dem Haustorium zu einer Zeit, da der Zufluß der Nährstoffe durch die Durchtrittsstelle der Chalaza aufhört. Es macht den Eindruck, als ob hier ein Pfropf zum Verschluß einer früheren Öffnung eingeschoben werden solle.

## 2. Die kutikularisierten Membranen.

Wie ich schon oben erwähnt habe, wird die noch ganz junge Samenanlage von einer Membran begrenzt, die sich durch ihre Färbung und Dicke von den anderen Membranen deutlich unterscheidet. Auf

den älteren Stadien, wenn die beiden Integumente entwickelt sind und den Mikropylenkanal bilden, kommen neben der genannten noch zwei weitere ähnliche Membranen zum Vorschein: eine um den Nuzellus, mit Ausnahme der Mikropylen- und Chalazaregion, die andere um die äußere Schicht des inneren Integumentes, wobei auch ein Stück des Mikropylenkanals, an dessen Ausbildung das innere Integument sich beteiligt, von dieser Membran ausgekleidet wird. Um die Beschaffenheit dieser Membranen festzustellen, wurden vergleichende Untersuchungen angestellt. Es ergab sich, daß die oben erwähnten Membranen bei Behandlung mit Sudanglyzerin dieselbe Färbung annahmen, wie die Kutikula von Aloe abyssinica und Agave americana. Man kann daraus schließen, daß die Oberflächenhäute der Samenanlage von Xyris indica kutikularisiert sind. Zu bemerken ist ferner, daß die charakteristische Kutikulareaktion der Membranen sich erst auf älteren Stadien zeigte, jüngere Stadien, d. h. solche bis zum Stadium des Eiapparates, dagegen einen gelbbraunen Farbenton annahmen. Erst nach vorhergehender 10—15 Minuten langer Behandlung mit Javelle'scher Lauge nahmen sie wie die älteren Stadien in Sudanglyzerin Orange-Färbung an.

### 3. Die Verteilung der Stärke und anderer Reservestoffe im Endosperm.

Zum Nachweis der Stärke wurde Jodjodkalium in Verbindung mit einer Chloralhydratlösung als Aufhellungsmittel verwendet. Bei dieser Behandlung traten auch die geringsten Stärkemengen bei starker Vergrößerung intensiv schwarz gefärbt, sehr scharf hervor.

In Fruchtknoten mit noch ganz jungen Samenanlagen mit Archesporzelle ist viel Stärke in der Fruchtknotenwand vorhanden, und zwar vorwiegend in der Umgebung des Plazentenansatzes. Mit fortschreitender Entwicklung der Samenanlagen nimmt der Gehalt an Stärke in den Fruchtblättern, vom Griffel an abwärts bis zu den Plazenten fortwährend zu. Sie findet sich jetzt auch in den Plazenten selbst und in den Stielen der Samenanlagen. Nach Beginn der Endospermbildung tritt Stärke in dem dichten Plasma der Embryosackbasis und schließlich auch im übrigen Wandbelag des Sackes auf. Dabei konnte festgestellt werden, wie die Stärke von dem Haustorium an allmählich im Wandbelag des Embryosackes nach oben rückt. Nach erfolgter Vielzellbildung, findet sich viel Stärke in den Endospermzellen; im Haustorium aber ist sie nur noch in Spuren vorhanden.

Die Stärkekörner der Endospermzellen sind zusammengesetzt. Ihre Größe ist verschieden, die meisten sind bis 30 $\mu$ lang und 24 $\mu$ breit (Textfig. 9 *B*).

Wie ich schon bei Besprechung der Endospermentwicklung erwähnte, entstehen in den Endospermzellen später große, stark färbbare Kugeln. Um die Beschaffenheit derselben festzustellen, wurden zunächst Probeschnitte aus Rizinussamen mit Schwefelkohlenstoff behandelt, um die Öltropfen zu entfernen, dann in Wasser ausgewaschen und mit wässeriger Eosinlösung gefärbt — die Eiweißkörner färbten sich dabei intensiv rot. — Dieselbe Methode wendete ich dann auf die endospermhaltigen Schnitte von Xyris indica an. Die in den Endospermzellen enthaltenen Kugeln nahmen denselben Farbenton an. Die Reste der Endospermkerne, welche man mit den kleineren dieser Kugeln leicht verwechseln könnte, bleiben bei dieser Behandlung ungefärbt. Es wurden dann noch weitere Versuche gemacht mit Jodjodkalium; die Kugeln färbten sich dabei nach Art typischer Proteinkörner gelb bis braun; ebenso zeigte sich bei Einwirkung von Salpetersäure die charakteristische Gelbbraunfärbung. Es geht also aus den Ergebnissen der Reaktionen hervor, daß die Zellen des reifen Endosperms von Xyris indica neben Stärke in diesen Körnern noch Reserve-Eiweiß enthalten.

## IX. Entwicklung der Samenschale.

Der Embryosack wird in jüngeren Samenanlagen vom inneren und äußeren Integument, und der äußersten Schicht des Nuzellus umgeben. Bis kurz vor der Befruchtung lassen sich im Bau der Zellen der beiden Integumente keine wesentlichen Unterschiede bemerken. Erst später beginnen sich die Zellen des äußeren Integumentes im Sinne der Längsachse des Embryosackes zu strecken, so daß sie schmäler und länger werden als die Zellen des inneren Integumentes (Textfig. 10 *A*). Während der Entwicklung des Embryos und des Endosperms, werden alle Nuzelluszellen allmählich aufgelöst, so daß schließlich der Embryosack, abgesehen von der Chalazaregion, wo noch ein mehr oder weniger großer Zellkomplex des Nuzellus erhalten bleibt, nur von den Integumenten und der erhalten bleibenden kutikularisierten Außenwand des Nuzellus umgeben ist. Diejenigen Nuzelluszellen, die dem Wachstum des Embryosackes nicht zum Opfer gefallen sind, degenerieren während der Bildung der Samenschale. Diese beginnt erst eigentlich im Stadium des ungefähr 10—12zelligen Embryos. Die Zellen der beiden Integumente haben bis dahin ihre Form bedeutend geändert, da sie dem Wachstum des Embryosackes nicht durch Vermehrung der Zellenzahl,

sondern durch Größezunahme folgen. Die Zellen der äußeren Schicht des äußeren Integumentes erscheinen viel schmäler, als diejenigen seiner inneren Zellschicht (Textfig. 10 *B*). Sie verlieren schnell ihre Form, fallen zusammen, und ihre Membranen werden schließlich bis auf vereinzelte kleine Überreste aufgelöst. In den Zellen der inneren Schicht des äußeren Integumentes bilden sich dicke Membranleisten, ihr Protoplasma verschwindet allmählich vollständig, die Zellen sterben schließlich wie diejenigen des inneren Integumentes ganz ab (Textfig. 10 *C*).

Die Zellen des inneren Integumentes sind ebenfalls von verschiedener Form und Größe, am stärksten verlängern sich beim späteren Wachstum der Samenanlage diejenigen Zellen, die auf halber Höhe des Embryosackes liegen.

Mit der Umwandlung der Integumente zur Samenschale sind mit den morphologischen Veränderungen ihrer Zellen auch chemische verbunden, die sich schon äußerlich durch eine Änderung in der Farbe dokumentieren. Durch die üblichen Reaktionen wurde festgestellt, daß die Wände der Samenschale verkorken und verholzen.

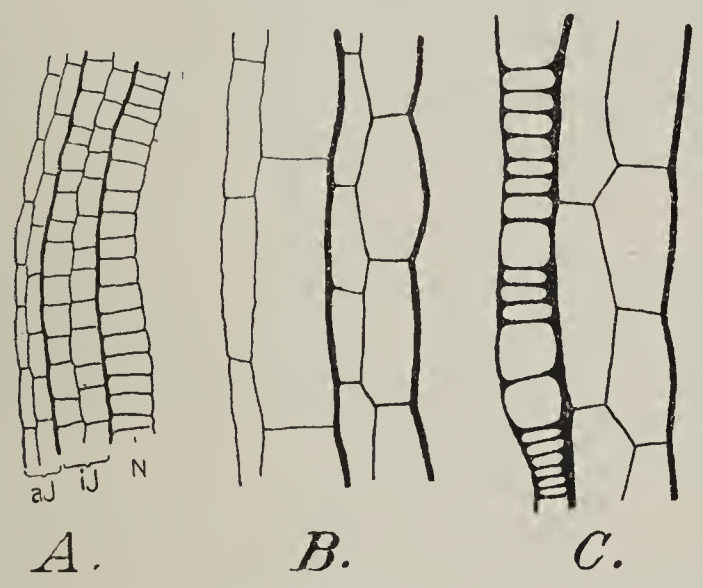



Fig. 10. Entwicklung der Samenschale. *A* Zellschichten des äußeren und inneren Integumentes mit erhalten gebliebener Nuzellusschicht; *B* nach Auflösung der Nuzellusschicht; *C* ausgebildete Samenschale. Vergr. 400 : 1.

An der Ausbildung der Samenschale beteiligen sich also die beiden kutikularisirten Membranen, die nach der Auflösung des Nuzellus direkt dem inneren Integument anliegen, beide Zellschichten des inneren Integumentes und die innere Zellschicht des äußeren Integumentes. In der Chalazagegend hat an ihrer Bildung auch die inhaltsarme und durch Umwandlung von Plasma in Zellulose dickwandig gewordene und mit Zellulosebalken versehene Haustoriumpartie des Embryosackes Anteil.

## X. Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Blüten von Xyris indica sind zwitterig und stehen in einer Ähre. Sie sind nach dem pentazyklisch trimeren Typus der Monokotylen gebaut, wobei die äußeren Staubblätter durch Staminodien vertreten sind. Die Antheren der inneren Staubblätter haben typische Gestalt und Öffnungsweise. Die Tapetenzellen ihrer Pollensäcke sind zweikernig und bilden kein Plasmodium.

2. In den Prophasen des heterotypischen Teilungsschrittes der Pollenmutterzellen läßt sich ein Parallelverlauf von Fäden beobachten, aus denen nachher durch Segmentierung die Doppelchromosomen entstehen. Ihre Zahl beträgt 16. Die Kerne der Tochterzellen treten in einen Ruhezustand ein und erhalten Nukleolen.

3. Nach dem zweiten Teilungsschritt entstehen zwei Formen von Tetraden. Bei der häufiger vorkommenden Form liegen alle vier Zellen in einer Ebene, bei der zweiten liegen die vier Zellen zu je zweien in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen. Die Pollenkörner bleiben während des ganzen Verlaufs ihrer Entwicklung in Tetraden beisammen.

4. Die Teilung des primären Pollenkerns, sowie die Bildung der generativen Zelle erfolgt in den vier Zellen einer Tetrade gleichzeitig. Es findet ein allmähliches Loslösen und Einwandern der generativen Zelle in die vegetative statt. Die frei im Inhalt des Pollenkorns liegende generative Zelle ist spindelförmig. Auch die Teilung der generativen Zelle findet im Pollenkorn statt. Ob die Spermakerne von Eigenplasma umgeben oder nackt sind, war nicht mit Sicherheit festzustellen.

5. Die in der subepidermalen Zellschicht des Nuzellus auftretende Archesporzelle wird ohne Abgliederung von Tapetenzellen zur Embryosackmutterzelle. Die Tetradenteilung verläuft unvollständig, es entstehen drei Zellen, von denen sich die unterste in normaler Weise zum Embryosack entwickelt.

6. Die Antipodenzellen degenerieren, bevor der Eiapparat befruchtungsfähig geworden ist. Ungefähr zu derselben Zeit findet die Verschmelzung der beiden Polkerne zum primären Endospermkern statt. Die Eizelle ist kleiner als die Synergiden.

7. Die Außenwand des Nuzellus, mit Ausnahme der Mikropylen- und Chalazaregion und ebenso die Außenwand des inneren Integumentes, kutikularisieren frühzeitig.

8. In der Mikropyle der befruchtungsreifen Samenanlagen lassen sich sehr oft mehrere Pollenschläuche beobachten. Auch das Eindringen von zwei Pollenschläuchen in den Embryosack, sowie die Entleerung ihres Inhaltes ist beobachtet worden. Es findet Doppelbefruchtung statt.

9. Die erste Teilung der befruchteten Eizelle erfolgt erst, wenn im Embryosack schon ein Wandbelag mit mehreren freien Endospermkernen ausgebildet ist. Der Embryo bleibt unentwickelt. Ein deutlicher Suspensor fehlt.

10. Die erste Teilung des primären Endospermkerns erfolgt in der Mitte des Embryosackes. Von den beiden Tochterkernen verbleibt

einer in der Nähe der Eizelle, der andere wandert in die Antipodenregion. Aus den weiteren Teilungen des ersteren geht das eigentliche Endosperm hervor, aus denjenigen des unteren entstehen die Kerne des Haustorialendes des Embryosackes.

11. Die Endospermbildung erfolgt durch freie Kernteilung und nachfolgende Vielzellbildung. Die entstehenden Endospermzellen sind mehrkernig. Die Kernzahl ist verschieden, je nach der Größe der Zelle.

12. Als Reservestoffe enthält das Endosperm von Xyris indica Stärke und Eiweiß.

13. An der Basis des Embryosackes bildet sich ein Haustorium mit ungefähr 20 freien Kernen, die wahrscheinlich alle durch Teilung des unteren Tochterkerns des primären Endospermkerns entstehen.

14. Vor der Samenreife wird das Haustorium allmählich entleert, durch Umwandlung des verbleibenden Plasmas entstehen Verdickungen der basalen Membran, sowie in den Zellraum vorragende Zellulosebalken.

15. An der Ausbildung der Samenschale sind die kutikularisierte Wand des Nuzellus, die beiden Zellschichten des inneren Integumentes, sowie die innere Schicht des äußeren Integumentes beteiligt.

---

## Literaturverzeichnis.


1) Andrews, F. M. (1902), Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes. Beihefte z. botan. Zentralbl., Bd. XI.

2) Balicka-Iwanowska, G. (1899), Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. Flora, Bd. LXXXVI.

3) Billings, F. H. (1901), Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, Bd. LXXXVIII.

4) Boveri, Th. (1887), Über die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., Bd. III. München.

5) Ders. (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

6) Campbell, D. H. (1901), The embryo sac of Peperomia. — Ann. of Botany, Vol. XV.

7) Engler u. Prantl (1889), Die natürlichen Pflanzenfamilien, II. Teil, 4. Abt. Leipzig.

8) Engler A. (1912), Syllabus der Pflanzenfamilien. 7. Aufl. Berlin.

9) Ernst u. Bernard (1912), Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. Ann. du Jard. Botan. de Buitenzorg, 2. Ser., Vol. X.

10) Ernst, A. (1908), Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges., 91. Jahresvers.

11) Ders. (1913), Fortpflanzung der Gymnospermen und Angiospermen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. IV. Jena.

12) Friemann, W. (1910), Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss., Bonn.
13) Golinski, St. J. (1893), Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andröceums und des Gynöceums der Gräser. Botan. Zentralbl., Bd. LV.
14) Gow, J. E. (1908), Embryogeny of Arisaema triphyllum. Botan. Gazette, Vol. XLV.
15) Gregoire, V. (1907), La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. La Cellule, Tome XXIV.
16) Guignard, L. (1899), Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major. Arch. d'anat. microscopique, Tome II, Fasc. IV.
17) Hannig, E. (1911), Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora, Bd. CII.
18) Juel, H. O. (1900), Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XXXV.
19) Ders. (1907), Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nov. Acta Soc. Sc. Upsal., Ser. 4, Vol. I.
20) Johow, F. (1889), Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XX.
21) Koernicke, M. (1896), Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von Triticum, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verhandl. d. nat. Ver. der preuß. Rheinlande, Bd. LIII.
22) Lagerberg, T. (1909), Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina L. Kungl. sv. vet. akademiens handligar, Bd. XLIV, Nr. 4.
23) Lang, F. X. (1901), Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora, Bd. LXXXVIII.
24) Miyake, K. (1905), Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XLII, Heft 1.
25) Modilewski, J. (1908), Zur Embryobildung von Gunnera chilensis. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XXVI.
26) Ders. (1908), Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora, Bd. XCVIII, Heft 4.
27) Mottier, D. M. (1897), Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen u. Monokotylen. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XXX.
28) Ders. (1907), The development of the heterotypic chromosomes in Pollen Motter-cells. Ann. of Botany, Vol. XXI.
29) Němec, B. (1899), Über Kern- und Zellteilung bei Solanum tuberosum. Flora, Bd. LXXXVI.
30) Ders. (1899), Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Botan. Zentralbl., Bd. LXXVII.
31) Overton, J. B. (1905), Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XLII.
32) Rosenberg, O. (1904), Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. XCIII.
33) Ders. (1907), Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. Särtryck ur Svensk Botan. Tidskrift, Bd. I.
34) Schaffner, H. (1897), The development of the stamens and carpels of Typha latifolia. Botan. Gaz., Vol. XXIV, No. 2.

35) Schmid, E. (1906), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. Diss., Zürich.
36) Shreve, F. (1906), The development and anatomy of Sarracenia purpurea. Bot. Gaz., Tome XLII.
37) Smith, R. W. (1910), The floral development and embryogeny of Eriocaulon septangulare. Botan. Gaz., Vol. XLIX.
38) Strasburger, Ed. (1879), Die Angiospermen und Gymnospermen. Jena.
39) Ders. (1897), Botanisches Praktikum. Jena.
40) Ders. (1900), Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Botan. Ztg.
41) Ders. (1900), Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr., Bd. VI.
42) Ders. (1908), Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XLV.
43) Tannert, P. (1905), Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von Avena sativa L. Diss., Zürich.
44) Tischler, G. (1899), Über die Verwandlung der Plasmastränge in Zellulose im Embryosack bei Pedicularis. Schr. d. phys.-ök. Ges. Königsberg.
45) Ders. (1901), Die Bildung der Zellulose. Biolog. Zentralbl., Bd. XXI.
46) Treub, M. (1884), Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Vol. IV.
47) Tröndle, A. (1911), Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Botan., Heft 9.
48) York, H. H. (1904), The embryo-sac and embryo of Nelumbo. Ohio Nat. 4.

---

# Figurenerklärung zu Tafel VI und VII.

## Tafel VI.

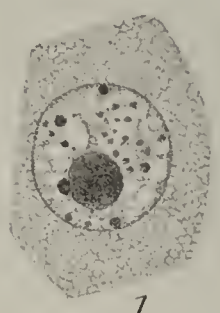
(Sämtliche Figuren sind mit Leitz Oel-Imm. $^1/_{20}$ und Komp.-Okular 4 gezeichnet worden. Vergr. 1040 : 1.)

Fig. 1. Ruhender Kern in junger Pollenmutterzelle.
Fig. 2. Ausbildung des Fadennetzes in der Pollenmutterzelle. Leptonemastadium
Fig. 3. Zygonemastadium des Kerns einer Pollenmutterzelle.
Fig. 4. Synapsisstadium des Kerns einer Pollenmutterzelle.
Fig. 5. Kernraum der Pollenmutterzelle wieder durch ein lockeres Spirem ausgefüllt. Pachynemastadium.
Fig. 6. Längsspaltung des Spirems. Strepsinemastadium.
Fig. 7. Eintretende Verkürzung der Doppelschlingen.
Fig. 8. Diakinese.
Fig. 9. Chromosomen der Pollenmutterzelle in der Äquatorialplatte vom Pol aus gesehen.
Fig. 10. Die Tochterchromosomen weichen auseinander.
Fig. 11. Stadium der ausgebildeten Tochterknäuel und Bildung der neuen Zellwand.
Eig. 12. Beide Tochterzellen der Pollenmutterzelle im Längsschnitt.
Fig. 13. Tangentialer Längsschnitt durch eine Tochterzelle.
Fig. 14. Tetrade. Alle vier Zellen befinden sich in einer Ebene.

Fig. 15. Ein etwas älteres Tetradenstadium, bei dem die Zellen in zwei sich kreuzenden Ebenen liegen.
Fig. 16. Längsschnitt durch zwei Zellen einer Tetrade mit Aquatorialplatten des primären Pollenkerns.
Fig. 17. Tetrade mit Dispiremstadium des primären Pollenkerns.
Fig. 18. Längsschnitt durch ein junges Pollenkorn während der Bildung der generativen und vegetativen Zelle.
Fig. 19. Längsschnitt durch ein Pollenkorn kurz nach der Entstehung der generativen Zelle.
Fig. 20. Eine Tetrade mit den ausgebildeten vegetativen und generativen Zellen.
Fig. 21. Längsschnitt durch ein etwas älteres Pollenkorn, die generative Zelle streckt sich nach der Mitte des Pollenkorns.
Fig. 22. Querschnitt durch ein Pollenkorn, bei dem die generative Zelle nur noch mit einem schmalen Ende die Pollenwandung berührt.
Fig. 23. Querschnitt durch ein Pollenkorn mit spindelförmiger generativer Zelle.
Fig. 24. Eine andere Form der generativen Zelle nebst vegetativem Kern.
Fig. 25. Längsschnitt durch ein Pollenkorn mit vegetativem Kern und beiden Spermakernen.

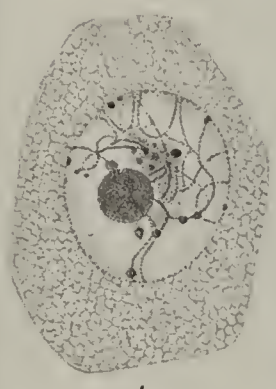
**Tafel VII.**

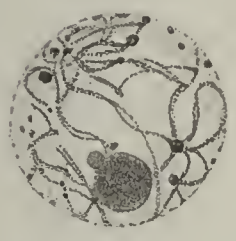
Fig. 26. Querschnitt durch ein Pollenkorn mit degeneriertem vegetativem Kern und beiden Spermakernen. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 27. Vorderer Teil eines Pollenschlauches mit Spermakernen vor dem Eindringen in den Embryosack. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 28. Teil des Embryosackes mit Eiapparat und Überresten der obersten degenerierten Zelle; primärer Endospermkern kurz nach der Verschmelzung der beiden Polkerne. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 29. Primärer Endospermkern mit Spermakern vor der vollständigen Verschmelzung. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 30. Spiremstadium des primären Endospermkerns. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 31. Protoplasmakappe im unteren Teil des Embryosackes mit aufgelösten haustoriellen Kernen. Vergr. 400 : 1.
Fig. 32. Stück vom Wandbelag des Endosperms in Flächenansicht vor der Vielzellenbildung. Die Zwischenräume zwischen den Stärkekörnern sind von Zytoplasma erfüllt. Vergr. 490 : 1.
Fig. 33. Stück des jungen Endospermgewebes. In jeder Zelle befinden sich mehrere Kerne. Vergr. 490 : 1.
Fig. 34. Unterer Teil des Embryosackes mit älterem Endosperm und Haustorium. Vergr. 200 : 1.
Fig. 35. Zelle des reifen Endosperms. Die dunklen Kugeln sind Eiweißkörner. Vergr. 490 : 1.
Fig. 36 u. 38. Längsschnitte durch mehrzellige Embryonen. Vergr. 620 : 1.
Fig. 37. Querschnitt durch den unteren Teil eines mehrzelligen Embryos. Vergr. 620 : 1.
Fig. 39. Älterer Embryo umgeben von Endospermzellen. Vergr. 620 : 1.


1

2

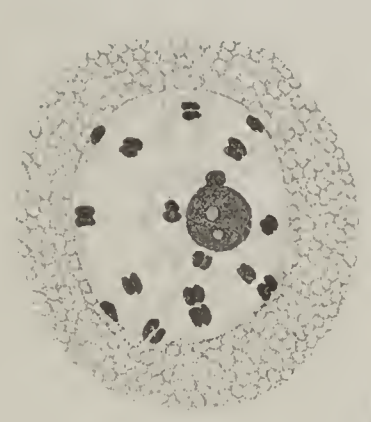
3

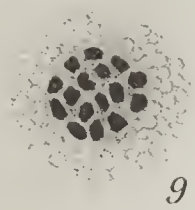

4


5

6

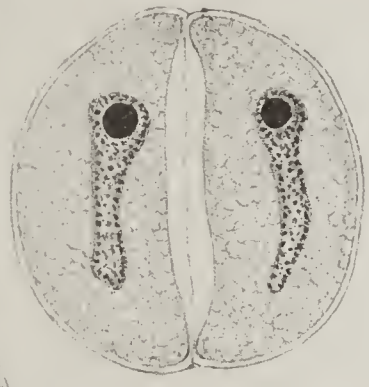
7


8


9

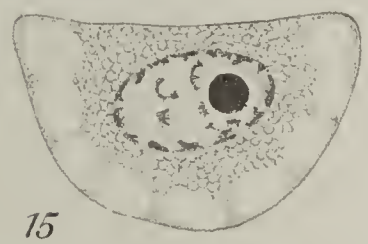
10

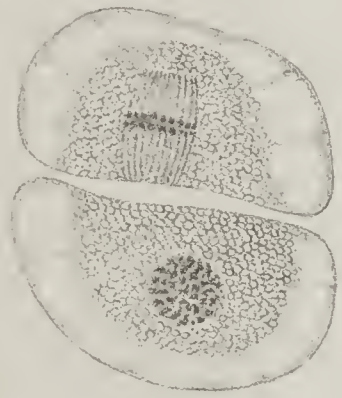
11


12

13

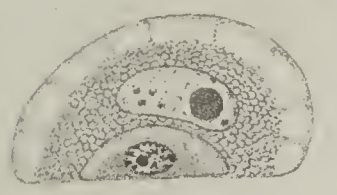
14


15

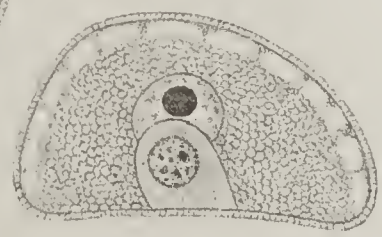

16

17

18


19

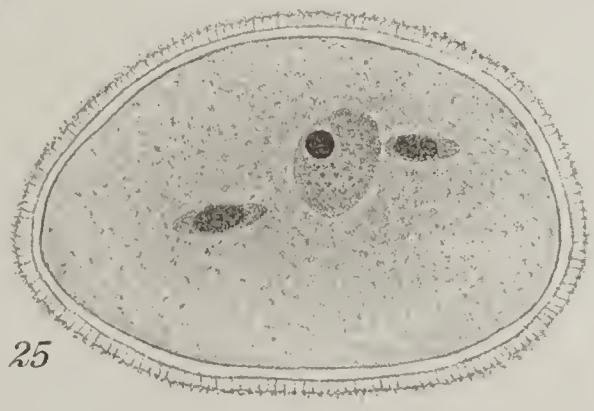
20


21

24

22

23


25

S. Weinzieher del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

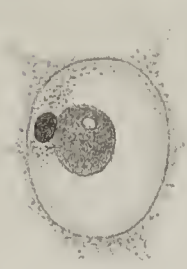
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

26

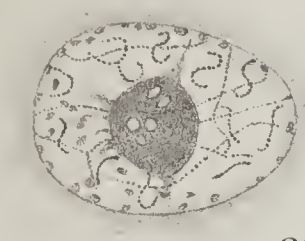
27

28

31



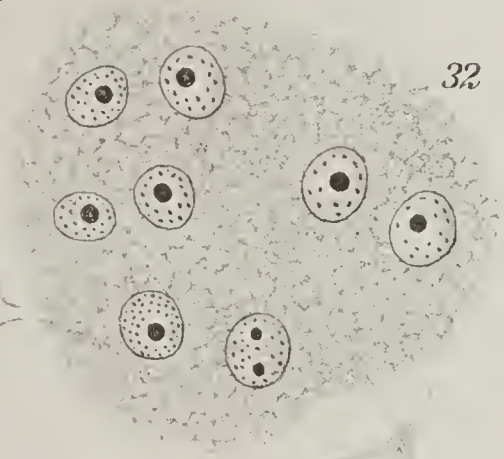
29



30

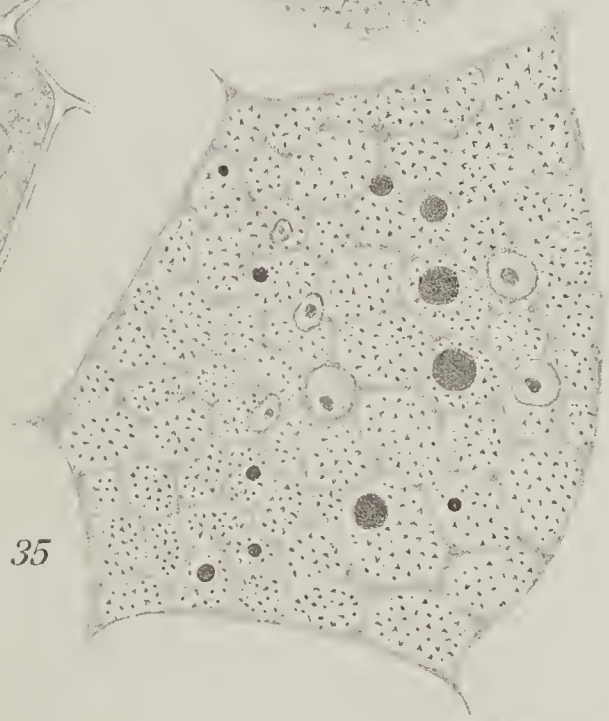
36

33



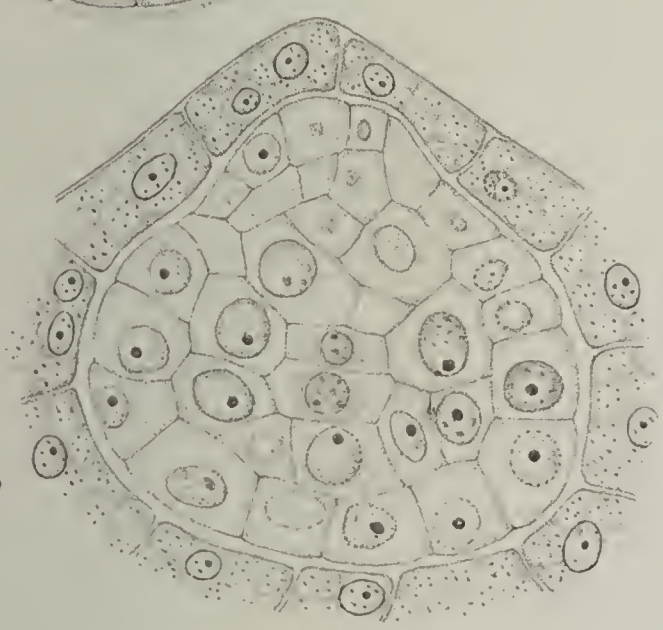
32

37

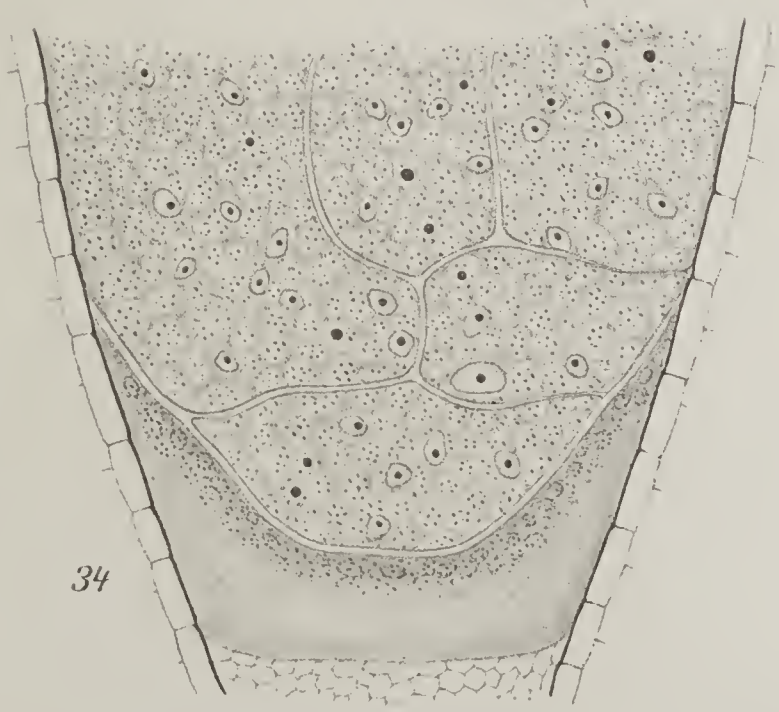


35

38



39



34

S.Weinzieher del. E.Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

# Welche Pflanzen sollen wir „Xerophyten“ nennen?

Von **Z. Kamerling.**

In der Pflanzenbiologie und in der physiologischen Anatomie gibt es wohl keinen anderen Begriff, welcher so vielfach benutzt wird und trotzdem so schwer definiert werden kann, als die Begriffe Xerophyten und xerophiler Bau.

Ursprünglich hat man diejenigen Pflanzen, welche an trockenen, dürren Standorten vorkommen, Xerophyten genannt, damals war es ein pflanzengeographischer Begriff. Nach und nach hat man jedoch sich mehr und mehr angewöhnt, diverse morphologische und anatomische Eigenthümlichkeiten als „xerophile Anpassungen“ zu betrachten und heutzutage wird die Entscheidung, ob eine Pflanze zu den Xerophyten gehört oder nicht, häufiger im anatomisch-physiologischen Laboratorium als draußen am natürlichen Standorte der Pflanze getroffen.

Nach und nach ist der Begriff Xerophyt ziemlich unklarer, anatomisch-physiologischer anstatt klarer, pflanzengeographischer Natur geworden. In den Definitionen der Lehr- und Handbücher zeigt sich die Umbildung, welche dieser Begriff nach und nach erfahren hat.

Wiesner[1]) definiert 1889: „Die typischen Xerophyten, Gewächse, welche auf den trockensten Böden auftreten, der Einwirkung hoher Sonnenwärme ausgesetzt und darauf angewiesen sind, auch in sehr trockener Luft zu leben“, und legt mit dieser Definition noch den Nachdruck auf den Standort.

Jost[1]) definiert 1913: „Die Pflanzen trockener Standorte, die Einschränkungen in der Transpiration aufweisen, nennt man Xerophyten,“ und legt hier schon den Nachdruck auf die Anpassungen zur Einschränkung der Transpiration.

Man hat heutzutage den sonderbaren Gegensatz, daß immer die Rede ist von den Anpassungen der Xerophyten, um die Transpiration

---

1) Wiesner, Biologie der Pflanzen, pag. 82. Wien 1889.

2) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., pag. 61. Jena 1913.

einzuschränken und daß trotzdem zahlreiche Pflanzen, welche sehr viel verdunsten und deren abgeschnittene Blätter innerhalb weniger Stunden vertrocknen, bei den Xerophyten eingereiht werden.

Meines Erachtens würde es Empfehlung verdienen den Ausdruck Xerophyten nicht aufzufassen als rein pflanzengeographischen und auch nicht als ausschließlich anatomisch-physiologischen Begriff, sondern ausschließlich solche Pflanzen Xerophyten zu nennen, welche für ihre normale Lebensverrichtungen verhältnismäßig wenig Wasser brauchen und welche, infolgedessen, sehr widerstandsfähig sind gegen Trockenheit. Der Schwerpunkt der Definition wurde in dieser Weise nach der physiologischen Seite verlegt.

Verfasser hat in den letzten Jahren auf Java und in Brasilien zahlreiche Versuche angestellt, um ein Urteil zu gewinnen über die Wasserbilanz von verschiedenartigen tropischen Pflanzen. Es stellte sich heraus, daß einige Arten pro Tag maximal nur 2—10 % ihres Gewichtes durch Verdunstung verlieren und dazu eine disponibele Wasserreserve haben von 50—60 %. Derartige Pflanzen können, wie sofort einleuchtet, lang, bisweilen sehr lang ohne neue Wasseraufnahme aushalten; es sind diese Pflanzen, welche man mit gutem Rechte Xerophyten nennen darf.

In Gegensatz zu diesen gibt es andere Pflanzen, welche gleichfalls bei den Xerophyten eingereiht werden, wobei jedoch pro Tag eine Menge Wasser verdunstet wird, welche fast gleich groß oder sogar größer ist als das Frischgewicht der Pflanze. Solche Arten können keinen Tag aushalten ohne Wasseraufnahme aus dem Boden. Man könnte sie vielleicht als Pseudoxerophyten gegenüber den wirklichen Xerophyten stellen; jedenfalls ist es, meiner Ansicht nach, nicht zulässig beide Typen in eine gemeinschaftliche Rubrik zu vereinigen.

Bei meinen Versuchen wurden ganze Pflanzen oder beblätterte Äste sofort nach dem Abschneiden und nachher mehrfach, nach kürzeren oder längeren Intervallen, gewogen. Man bekommt auf diese Weise ein Urteil darüber, wie groß die Verdunstung im Anfang ist, wenn die Gewebe der Pflanze sich noch in denselben wassergetränktem Zustande als an der intakten Pflanze befinden, und wie die Verdunstungsintensität sich ändert, je nachdem die Pflanze nach und nach wasserärmer wird.

Diese Methode ist jedenfalls die einfachste und zweckmäßigste, um ein Urteil über die Transpirationsgröße und Transpirationsregulierung zu gewinnen. Versuche mit Potometern habe ich nicht angestellt, die Genauigkeit der Ablesung würde zwar eine größere gewesen sein, es

hätte sich jedoch dabei ein unkontrollierbarer, unter Umständen sehr bedeutender Fehler eingeschlichen, da man ja bei Versuchen mit Potometern nicht ohne weiteres die aufgesaugte und die verdunstete Wassermenge gleichsetzen kann.

Mit einigen Beispielen werden wir den Gegensatz zwischen Xerophyten und Pseudoxerophyten erläutern. Wir fangen mit den echten Xerophyten an.

## I. Dendrobium secundum[1]).

Dendrobium secundum ist eine epiphytische Orchidee, welche auf Java in den, in der Trockenzeit blattlosen Djatiwäldern der Ebene häufig vorkommt. Die Pflanze hat dicke, häufig mehr als 60 cm lange Stammknollen und dünne häutige Blätter; die meisten Exemplare zeigen eine ziemlich große Anzahl kahle und nur wenige beblätterte Sprosse. Mit drei Pflanzen dieser Art wurde vom 5. Juli bis 26. August 1905 zu Buitenzorg experimentiert. Die Versuchspflanzen waren an einer hellbeleuchteten, windigen, schattigen Stelle unter einem Dach aufgehängt, wurden nicht begossen oder bespritzt und nicht vom Regen oder Tau befeuchtet.

Die Versuchsresultate ergeben sich aus der folgenden Tabelle I:

**Tabelle I.**

| Datum der Wägungen | Anzahl der Tage seit dem Anfang des Versuches | Gesamtgewicht der drei Versuchspflanzen in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Tag in g | durchschnittlich pro Tag in % des ursprünglichen Gewichtes der Versuchspflanzen | |
| 5. Juni | Anfang des Versuches | 1301,5 | — | — | — | — |
| 8. „ | 3 | 1244,5 | 57 | 19 | 1,46 | 4,38 |
| 13. „ | 8 | 1200,5 | 44 | 8,8 | 0,676 | 7,76 |
| 18. Juli | 43 | 1070,5 | 130 | 3,7 | 0,284 | 17,75 |
| 26. August | 82 | 931,5 | 139 | 3,56 | 0,273 | 28,43 |

Als der Versuch beendet wurde, waren die drei Versuchspflanzen noch vollkommen frisch und zeigten noch keinen erheblichen Blatt-

1) Kamerling, Over de verdamping van epiphytische orchideën. Natuurkundig Tijdschrift voor Nederl. Indië 1911, Bd. LXXI.

verlust. Zweifellos würde die Verdunstung noch längere Zeit in derselben Weise weitergegangen sein, bis es zu bedeutendem Blattverlust kam.

## II. Sophronites cernua.

Diese epiphytische Orchidee mit kleinen Knollen und dickfleischigen, mehr oder weniger der Unterlage angedrückten Blättern kommt im botanischen Garten zu Rio de Janeiro und in der Umgebung dieser Stadt ziemlich häufig vor, meistens an Stämmen und dicken Ästen im schattigen Hochwalde. Nach dem Standorte zu schließen, ist diese Art bedeutend empfindlicher gegen Trockenheit als Dendrobium secundum. Zum Versuch wurden zwei Exemplare verwendet, welche vorsichtig von der Unterlage gelöst und an einer gut beleuchteten schattigen Stelle auf den Arbeitstisch im Laboratorium aufgehoben wurden.

**Tabelle II.**

| Datum der Wägungen | Anzahl der Tage seit dem Anfang des Versuches | Gesamtgewicht der zwei Versuchspflanzen in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Tag in g | durchschnittlich pro Tag in % des ursprünglichen Gewichtes der Versuchspflanzen | |
| 9. Mai 1913 nachm. 2¼ | Anfang des Versuches | 33,3 | — | — | — | — |
| 10. Mai vorm. 9 | 19 Stunden | 31,1 | 2,2 | mehr als 2,2 | mehr als 6,6 | 6,6 |
| 11. Mai | 2 Tage | 29,1 | 2,0 | 2,0 | 6,0 | 12,6 |
| 12. „ | 3 „ | 27,3 | 1,8 | 1,8 | 5,4 | 18,0 |
| 15. „ | 6 „ | 24,8 | 2,5 | 0,83 | 2,5 | 25,5 |
| 21. „ | 12 „ | 22,55 | 2,25 | 0,375 | 1,12 | 32,3 |
| 28. „ | 19 „ | 21,2 | 1,35 | 0,193 | 0,58 | 36,3 |
| 6. Juni | 28 „ | 19,7 | 1,5 | 0,166 | 0,5 | 40.8 |

Beim Abschluß des Versuchs waren die Blätter, vorwiegend die älteren, runzelig, beide Pflanzen waren jedoch noch vollkommen frisch und eine der beiden fing zu blühen an.

## III. Tillandsia spec.

Die zu diesem Versuch benutzte Tillandsia-Art war in der Umgebung von Rio de Janeiro nicht selten an kahlen Felswänden, häufig gemeinschaftlich mit Cereus-Arten, Selaginella convoluta und Poly-

podium vaccinifolium. Die Stengel waren ziemlich lang, mit verhältnismäßig reichlicher Wurzelbildung, meistens abwärts gerichtet, während die dickfleischigen, grauen, kurzen, starren Blätter in einer eigentümlichen Weise aufwärts gekrümmt waren. An ihren natürlichen Standorten ist diese Art häufig während des ganzen Vor- und Nachmittags den brennenden Sonnenstrahlen ausgesetzt.

Von den Experimenten, welche mit dieser Art angestellt wurden, erwähne ich die Resultate eines Versuches, wobei eine Pflanze auf den Arbeitstisch im Laboratorium aufgehoben wurde.

**Tabelle III.**

| Datum der Wägungen | Anzahl der Tage seit dem Anfang des Versuches | Gewicht der Versuchspflanze in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Tag in g | durchschnittlich pro Tag in % des ursprünglichen Gewichtes der Versuchspflanze | |
| 5. Mai 1913 | Anfang des Versuches | 25,25 | — | — | — | — |
| 6. „ | 1 | 24,85 | 0,40 | 0,40 | 1,58 | 1,58 |
| 7. „ | 2 | 24,55 | 0,30 | 0,30 | 1,19 | 2,77 |
| 8. „ | 3 | 24,40 | 0,15 | 0,15 | 0,59 | 3,36 |
| 11. „ | 6 | 23,85 | 0,55 | 0,18 | 0,71 | 5,54 |
| 16. „ | 11 | 23,15 | 0,70 | 0,14 | 0,55 | 8,32 |
| 23. „ | 18 | 22,45 | 0,70 | 0,10 | 0,396 | 11,09 |
| 28. „ | 23 | 21,90 | 0,55 | 0,11 | 0,435 | 13,27 |
| 6. Juni | 32 | 20,90 | 1,00 | 0,11 | 0,435 | 17,23 |

Als der Versuch beendet wurde, war die Versuchspflanze noch vollkommen frisch und hatte einen Blütenstand entwickelt.

Die Verdunstung ist bei dieser und anderen Tillandsia-Arten, auch bei Bromelia Karatas, an der Sonne nur verhältnismäßig wenig stärker als im Schatten. Die Spaltöffnungen zeigen eine eigentümliche, im Bau begründete Starre, wodurch nur in geringem Grade Regulierung der Transpiration stattfinden kann.

In dieser Hinsicht beobachten wir einen typischen Gegensatz zwischen den oben genannten Bromeliaceen (und der nachher zu erwähnenden Pandanus-Art), wo der Spaltöffnungsapparat wenig beweglich ist, einerseits und einigen anderen Xerophyten, wie z. B. Fourcroya gigantea und Philodendron pertusum, wo der Spaltöffnungsapparat leicht beweglich ist, andererseits.

## IV. Rhipsalis Cassytha.

Epiphytische Rhipsalis-Arten mit hängenden, zylindrischen Stengeln kommen in der Küstengegend von Brasilien, zwischen Campos und Rio de Janeiro sehr häufig vor, besonders im schattigen Hochwalde.

Von den mit diesen Pflanzen angestellten Experimenten, erwähne ich eine in Rio de Janeiro angestellte Versuchsreihe, wozu eine große Versuchspflanze im Laboratorium aufgehängt war.

**Tabelle IV.**

| Datum der Wägungen | Anzahl der Tage seit dem Anfang des Versuches | Gewicht der Versuchspflanze in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Tag in g | durchschnittlich pro Tag in % | |
| 21. Jan. 1913 | Anfang des Versuches | 121,7 | — | — | — | — |
| 22. „ | 1 | 120,05 | 1,65 | 1,65 | 1,36 | 1,36 |
| 23. „ | 2 | 117,5 | 2,55 | 2,55 | 2,10 | 3,46 |
| 24. „ | 3 | 114,9 | 2,6 | 2,6 | 2,13 | 5,59 |
| 25. „ | 4 | 112,75 | 2,15 | 2,15 | 1,77 | 7,35 |
| 28. „ | 7 | 109,3 | 3,45 | 1,15 | 0,94 | 10,18 |
| 30. „ | 9 | 107,1 | 2,2 | 1,1 | 0,904 | 11,99 |
| 1. Februar | 11 | 105,0 | 2,1 | 1,05 | 0,86 | 13,72 |
| 6. „ | 16 | 98,85 | 6,15 | 1,23 | 1,01 | 18,77 |
| 18. „ | 28 | 86,0 | 12,85 | 1,07 | 0,88 | 29,33 |
| 27. „ | 37 | 78,5 | 7,5 | 0,83 | 0,68 | 35,49 |
| 7. April | 76 | 58,5 | 20,0 | 0,51 | 0,42 | 51,93 |
| 5. Mai | 104 | 50,6 | 7,9 | 0,28 | 0,23 | 58,42 |
| 6. Juni | 136 | 44,7 | 5,9 | 0,18 | 0,15 | 63,27 |

Die eigentümliche Erscheinung, daß die Intensität der Verdunstung im Anfang während 3 Tage steigt, um nachher beträchtlich zurückzugehen, wird wahrscheinlich vom Bau der Stomata bedingt [1]).

Die Versuchspflanze war beim Abschluß des Versuchs noch zum größten Teil lebendig, nur an einzelnen Stellen abgestorben und vertrocknet.

## V. Polypodium vaccinifolium.

Dieser kleine Farn mit verhältnismäßig dickem, fleischigem Rhizom und kleinen, einigermaßen fleischigen Blättern kommt in der Küsten-

1) Kamerling in de Verslagen v. d. Koninkl. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam. Afd. Natuurkunde 1913—1914, Bd. XXII.

gegend von Brasilien häufig epiphytisch und an kahlen Felswänden vor. Es wurden mit dieser Art zahlreiche Versuche angestellt, eine während $2\,^1/_2$ Monat fortgesetzte Versuchsreihe lieferte die folgenden Resultate. Die Versuchspflanze lag auf dem Arbeitstisch im Laboratorium.

**Tabelle V.**

| Datum der Wägungen | Anzahl der Tage seit dem Anfang des Versuches | Gewicht der Versuchspflanze in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Tag in g | durchschnittlich pro Tag in % des ursprünglichen Gewichtes | |
| 18. Febr. 1913 | Anfang des Versuches | 5,9 | — | — | — | — |
| 19. „ | 1 | 5,62 | 0,28 | 0,28 | 4,74 | 4,74 |
| 20. „ | 2 | 5,36 | 0,26 | 0,26 | 4,4 | 9,14 |
| 21. „ | 3 | 5,1 | 0,26 | 0,26 | 4,4 | 13,54 |
| 22. „ | 4 | 4,9 | 0,2 | 0,2 | 3,39 | 16,95 |
| 25. „ | 7 | 4,4 | 0,5 | 0,166 | 2,81 | 25,42 |
| 28. „ | 10 | 4,1 | 0,3 | 0,1 | 1,69 | 30,51 |
| 3. März | 13 | 3,85 | 0,25 | 0,083 | 1,4 | 34,74 |
| 7. April | 48 | 2,2 | 1,65 | 0,047 | 0,796 | 62,71 |
| 16. „ | 57 | 2,0 | 0,2 | 0,022 | 0,373 | 66,1 |
| 5. Mai | 76 | 1,7 | 0,3 | 0,0158 | 0,268 | 71,18 |

Beim Ende des Versuchs waren die Blätter fast alle vertrocknet, jedoch nicht abgeworfen; einzelne Blätter waren noch einigermaßen frisch, die jungen Teile des Rhizoms noch vollkommen lebendig, die älteren Teile vielleicht abgestorben.

## VI. Philodendron pertusum.

Großblätterige, kletternde Araceen, welche, wenn sie eine gewisse Entwicklung erreicht haben, semiepiphytisch weiter leben und mittels langer Luftwurzeln aus dem Boden Wasser und Nährsalze aufnehmen, gehören zu den Charakterpflanzen des brasilianischen Waldes.

Mit einem großen, abgeschnittenen Blatte einer solchen Art, wahrscheinlich Philodendron pertusum, wurde ein Versuch angestellt. Das Versuchsblatt hatte eine Oberfläche von mehreren Quadratdezimetern und lag im Laboratorium auf den Arbeitstisch.

Die Versuchsresultate ergeben sich aus der Tabelle VI auf der nächsten Seite.

**Tabelle VI.**

| Datum der Wägungen | Anzahl der Tage seit dem Anfang des Versuches | Gewicht des Versuchsblattes in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Tag in g | durchschnittlich pro Tag in % | |
| 21. Jan. 1913 | Anfang des Versuches | 33,6 | — | — | — | — |
| 22. „ | 1 | 29,9 | 3,7 | 3,7 | 11,01 | 11,01 |
| 23. „ | 2 | 29,1 | 0,8 | 0,8 | 2,38 | 13,39 |
| 24. „ | 3 | 28,6 | 0,5 | 0,5 | 1,49 | 14,88 |
| 25. „ | 4 | 28,25 | 0,35 | 0,35 | 1,04 | 15,92 |
| 26. „ | 5 | 27,98 | 0,27 | 0,27 | 0,80 | 16,72 |
| 28. „ | 7 | 27,45 | 0,53 | 0,265 | 0,80 | 18,30 |
| 30. „ | 9 | 27,0 | 0,45 | 0,225 | 0,67 | 19,64 |
| 6. Februar | 16 | 25,37 | 1,63 | 0,233 | 0,69 | 24,49 |
| 9. „ | 19 | 24,65 | 0,72 | 0,24 | 0,71 | 26,63 |
| 13. „ | 23 | 23,65 | 1,0 | 0,25 | 0,74 | 29,61 |
| 18. „ | 28 | 22,60 | 1,05 | 0,21 | 0,62 | 32,65 |
| 21. „ | 31 | 21,90 | 0,70 | 0,233 | 0,69 | 34,82 |
| 24. „ | 34 | 20,60 | 1,30 | 0,433 | 1,29 | 38,69 |
| 27. „ | 37 | 19,10 | 1,50 | 0,50 | 1,49 | 43,15 |

Am 21. Februar, also 31 Tage nach dem Anfang des Versuchs, fing das Blatt stellenweise sich zu verfärben an; am 27. Februar war es größtenteils mißfarbig und offenbar abgestorben.

Die sechs erwähnten Pflanzen und viele andere, welche sich in derselben Weise benehmen, wie z. B. die meisten epiphytischen Orchideen, einige epiphytische Farne und viele andere Epiphyten, die Cactaceen (nach einem einzigen Versuche zu urteilen auch die normal beblätterte Peireskias), alle oder fast alle Bromeliaceen, die meisten oder alle semiepiphytischen Araceen, die Mesembryanthemaceen, die Crassulaceen usw. bieten tatsächlich sehr bedeutenden Widerstand an Trockenheit, wir können diese Pflanzen mit gutem Recht Xerophyten nennen.

Einen scharfen Gegensatz hierzu bilden verschiedene andere Pflanzen, welche auch bei den Xerophyten eingereiht werden, weil man wegen morphologischen und anatomischen Eigentümlichkeiten gemeint hat, daß ihre Verdunstung gering sein würde, eine Annahme, welche sich jedoch beim Versuch als unrichtig herausstellt.

Als Beispiele von solchen Pseudoxerophyten erwähne ich

### VII. Casuarina equisetifolia.

Diese Pflanze kommt in den Strandvegetationen von Sumatra und Java wildwachsend respektive verwildert vor, und auch angepflanzt be-

gegnet man dieser Art häufig. Wegen der eigentümlichen Blattreduktion und der assimilierenden Stengel hat man diese Art bei den Xerophyten eingereiht.

Tatsächlich verdunstet Casuarina equisetifolia jedoch sehr stark und diese Art kommt denn auch ausschließlich vor an Standorten, wo sie mit ihrem sehr weit ausgebreitetem Wurzelsystem dem Boden viel Wasser entziehen kann. Bei einem Versuch, genommen am Strande bei Batavia mit einem abgeschnittenen Ast, welcher von $^1/_2$9—$^1/_2$12 den Sonnenstrahlen ausgesetzt wurde, beobachtete ich[1]) die folgende Verdunstung.

**Tabelle VII.**

| Zeitpunkt der Wägungen | Zeit vergangen seit dem Anfang des Versuches | Gewicht des Versuchsastes in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Viertelstunde in g | durchschnittlich pro Viertelstunde in % | |
| 29. Sept. 1911 vorm. 8.30 | Anfang des Versuches | 76 | — | — | — | — |
| „ 9.30 | 1 Stunde | 70 | 6 | 1,5 | 2,0 | 7,9 |
| „ 10.15 | $1^3/_4$ „ | 64 | 6 | 2,0 | 2,6 | 15,8 |
| „ 11.15 | $2^3/_4$ „ | 59 | 5 | 1,25 | 1,6 | 22,4 |

Die Menge Wasser, welche von Casuarina equisetifolia pro Viertelstunde verdunstet wird, stimmt bei diesem Versuche ungefähr überein mit den Mengen, welche die echten Xerophyten pro Tag durch Verdunstung verlieren.

Zweifellos ist auch bei verschiedenen anderen Pflanzen mit reduzierten Blättern und grünen assimilierenden Stengeln die Verdunstung sehr beträchtlich. Die Equisetum-Arten verdunsten wohl alle sehr stark, und auch Sarothamnus scoparius und die Asparagus-Arten verdunsten wohl bedeutend stärker als die echten Xerophyten.

## VIII. Loranthus dichrous und andere Pflanzen mit isolateralen, vertikal gestellten Blättern.

Die obengenannte Loranthusart mit großen, einigermaßen fleischigen, isolateralen, vertikalgestellten Blättern, kommt in der Um-

1) Kamerling, Is de indo-maleische Strandflora xerophyt? Natuurkundig Tijdschrift voor Nederl. Indië 1912.

gebung der Stadt Campos in Brasilien sehr häufig vor. Isolateraler Blattbau wird häufig aufgefaßt als eine Einrichtung zur Einschränkung der Transpiration, als eine xerophile Anpassung. Bei Loranthus dichrous ist jedoch und wahrscheinlich gleichfalls bei allen verwandten, normal beblätterten Loranthaceen, die Verdunstung sehr beträchtlich.

Bei einem in Campos angestellten Versuch, wobei frisch abgeschnittene beblätterte Zweige von Loranthus dichrous der Sonne ausgesetzt wurden, verloren die Versuchszweige pro Viertelstunde 7,6—4 % ihres Gewichtes. Nach 2 Stunden hatten die Versuchszweige 36 % an Gewicht verloren und fingen schon zu vertrocknen an.

Auch bei einigen anderen Pflanzen mit isolateralen Blättern beobachtete ich eine sehr starke Verdunstung.

Die in der Mangrove wachsenden Sonneratias werden bei den Xerophyten eingereiht auf Grund des Salzgehaltes ihres Substrates; der isolaterale Bau und die Vertikalstellung der Blätter werden als xerophile Anpassung betrachtet. Am Strande einer der Koralleninsel in der Nähe von Batavia wurde ein Versuch angestellt mit einem Ast von einer Sonneratia, welche im unvermischten Meereswasser auf dem Korallenriff wuchs. Der Ast wog ursprünglich 189 g und verdunstete innerhalb 20 Minuten (11.58—12.18) nicht weniger als 14 g, ein durchschnittlicher Verlust von 5,7 % des Gewichtes pro Viertelstunde entsprechend.

Die Eucalyptus-Arten werden wegen der Vertikalstellung der Blätter, wegen des Baues der Spaltöffnungen und der Wachsbekleidung der Blätter bei den Xerophyten eingereiht. Bei einem Versuch am Strande in der Nähe von Batavia verdunstete ein Ast von Eucalyptus spec., welcher ursprünglich 35 g wog, in einer Stunde — vormittags 8.30 bis 9.30 — nicht weniger als 5 g, einem durchschnittlichen Verdunstungsverlust von 3,6 % pro Viertelstunde entsprechend.

Es mag sein, daß einige Pflanzen mit Vertikalstellung der Blätter eine so geringe Verdunstung zeigen, daß sie zu den Xerophyten gerechnet werden können; im allgemeinen darf man jedoch Vertikalstellung der Blattspreiten nicht ohne weiteres als xerophile Anpassung betrachten.

---

1) Is de indo-maleische Strandflora xerophyt? l. c.

## IX. Telanthera maritima und andere sukkulente Strandpflanzen.

Viele Strandpflanzen sind sukkulent und zeigen infolgedessen eine gewisse habituelle Ähnlichkeit mit den sukkulenten Cactaceen, Mesembryanthemaceen und Crassulaceen. Man neigt im allgemeinen dahin, diese Strandsukkulenten in biologischer Hinsicht bei den sukkulenten Xerophyten einzureihen.

Diese Auffassung entspricht den Tatsachen nicht, die sukkulente Strandpflanzen verdunsten im allgemeinen stark, häufig sogar sehr stark.

Es ergab z. B. ein, am 12. Mai 1913 in Rio de Janeiro, mit der am dortigen Strande häufigen sukkulenten Amarantacee, Telanthera maritima, angestellter Versuch die folgenden Resultate.

**Tabelle VIII.**

| Zeitpunkt der Wägungen | Zeit vergangen seit dem Anfang des Versuches | Gewicht der Versuchspflanze in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Stunde in g | durchschnittlich pro Stunde in % | |
| 12. Mai nachm. 2.20 | Anfang des Versuches | 30,6 | — | — | — | — |
| „ 2.55 | 35 Minuten | 30,2 | 0,4 | 0,68 | 2,2 | 1,3 |
| „ 3.50 | 90 „ | 29,8 | 0,4 | 0,43 | 1,4 | 2,6 |
| 13. Mai vorm. 8.50 | 18½ Stdn. | 25,2 | 4,6 | 0,27 | 0,9 | 17,6 |
| nachm. 3.10 | 25 „ | 23,3 | 1,9 | 0,29 | 0,9 | 23,8 |
| 14. Mai vorm. 8.30 | 42 „ | 19,9 | 3,4 | 0,19 | 0,62 | 34,9 |
| nachm. 3.50 | 49½ „ | 18,0 | 1,9 | 0,26 | 0,85 | 41,1 |

Die Versuchszweige waren im Laboratorium aufgehängt. Der Versuch wurde beendet weil die Versuchszweige anfingen abzusterben. Es braucht wohl kaum betont zu werden, daß im Freien, am Strande, die Verdunstung dieser Pflanze eine viel stärkere sein wird als bei diesem, in einem beschatteten, fast windfreien Raum angestellten Versuch.

Ähnliche Resultate wie Telanthera maritima gab in Brasilien noch eine andere sukkulente Amarantacee, und zwar Iresine Portulacoides.

Bei Versuchen zu Batavia hatte ich schon vorher mit den sukkulenten Strandformen von Ipomoea pes caprae und Vitis trifolia

und mit dem sukkulenten Sesuvium Portulacastrum ähnliche Resultate bekommen.

Ein Ast von der sukkulenten Strandform von Ipomoea pes caprae verdunstete z. B. am besonnten Strande einer der Korallen-inseln am 23. August 1911 innerhalb 12 Minuten — vormittags 10.20 bis 10.32 — 3,5 g. Der Ast wog ursprünglich 59 g, wir beobachteten also hier unter den normalen Vegetationsbedingungen eine Verdunstung von 29,6 % pro Stunde. Die Strandsukkulenten unterscheiden sich von den meisten Innlandsukkulenten durch ihre starke Verdunstung und es entspricht den Tatsachenbestand nicht, wenn man die Strandsukkulenten bei den Xerophyten einreiht und hier von xerophilen Anpassungen redet. In dieser Hinsicht schließe ich mich unbedingt an Marion Delf [1]) und Chermezon [2]) an, welche gleichfalls nachdrücklich betont haben, daß man die Halophyten nicht bei den Xerophyten einreihen darf.

## X. Spinifex squarrosus.

Diese eigentümliche Graminee wird von Schimper speziell erwähnt als Beispiel einer Pflanze, wo in der Wachsbekleidung und in dem stark entwickelten Wassergewebe die schwierige Wasserversorgung der Dünenpflanzen zum Ausdruck gelangen soll.

Spinifex squarrosus verdunstet jedoch, ungeachtet der „xerophilen Anpassungen“ außerordentlich stark und kann keinen Tag ohne Wasseraufnahme aus dem Boden aushalten, wie sich aus dem folgenden am Strande der Koralleninsel Purmerend bei Batavia angestellten Versuch ergibt:

---

1) Marion Delf, Transpiration and Behaviour of Stomata in Halophytes. Annals of Botany 1911, Vol. XXV. „From the foregoing observations it may be concluded that the stomata of Salicornia and of Aster tripolium (two of the most typical British halophytes) do not show the features characteristic of either a xerophilous plant, as Schimper's theory would lead one to expect, or of a fresh-water marsh plant as Stahl supposed. They rather resemble those of a typical mesophyte . . .“

2) H. Chermezon, Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Annales des sciences naturelles Botanique 1910, 9e Série, Tome XII. „L'assimilation des halophytes aux xérophytes résulte donc de la confusion faite par Schimper entre les deux parties différentes de la flore littorale; en realité les plantes halophiles véritables ne présentent le plus souvent pas de caractères xérophiles; de tels caractères, aux moins dans les marais, seraient d'ailleurs bien difficiles à expliquer, malgré les arguments de Schimper; du reste, plusieurs espèces des marais salés ont, au contraire, certaines particularités hygrophiles.“

**Tabelle IX.**

| Zeitpunkt der Wägungen | Zeit vergangen seit dem Anfang des Versuches | Gewicht der Versuchspflanze in g | Gewichtsabnahme seit der vorigen Wägung | | | Totale Verdunstung seit dem Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | total in g | durchschnittlich pro Stunde in g | durchschnittlich pro Stunde in % | |
| Vormittags 10.50 | Anfang des Versuches | 180 | — | — | — | — |
| „ 11.3 | 13 Minuten | 168,5 | 11,5 | 53 | 29,4 | 6,4 |
| „ 11.15 | 25 „ | 160 | 8,5 | 42,5 | 23,6 | 11 |
| „ 11.35 | 45 „ | 152 | 8 | 24 | 13,3 | 15,5 |
| Nachmittags 12.35 | 95 „ | 140 | 12 | 14,4 | 8 | 22,2 |
| „ 5.0 | 6 Stunden | 127 | 13 | 2,9 | 1,6 | 29,4 |
| Nächster Tag [1]) | | | | | | |
| Nachmittags 4.0 | 29 „ | 104,5 | 22,5 | 1 | 0,55 | 42 |
| „ 7.30 | 32½ „ | 84 | 20,5 | 5,8 | 3,2 | 53,3 |

Die Verdunstung von Spinifex squarrosus wird zwar bei Wassermangel sehr bedeutend herabgesetzt, der Wasserverlust ist jedoch so stark — unter den normalen Wachstumsbedingungen bei genügender Wasserversorgung ± 30 % und als Minimum im Schatten noch 0,55 % des Gewichtes pro Stunde —, daß die Pflanze, trotz der eintretenden Regulierung der Verdunstung unter den normalen Vegetationsbedingungen am zweiten Tage absterben würde, wenn die Wasseraufnahme aus dem Boden plötzlich aufhörte. Es kommt mir nicht begründet vor, in solchem Fall von Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration, von xerophilen Anpassungen zu reden.

## XI. Tribouchina pilosissima.

Ebensowenig wie die häufig vorkommende Wachsbekleidung dürfen wir die nicht selten bei Dünenpflanzen zu beobachtende starke Behaarung als xerophile Anpassung betrachten.

Tribouchina pilosissima ist eine strauchartige Melastomacee mit sehr dicht seidenartig behaarten Blättern, welche bei Rio de Janeiro in der Dünenformation und an offenen grasigen Standorten auf den Hügelabhängen ziemlich häufig vorkommt.

Beblätterte Zweige dieser Pflanze welken außerordentlich schnell. Bei einem Versuch im Laboratorium mit Ästen, welche am vorigen Nachmittag gesammelt waren und nachts in Wasser gelegen hatten, bekam ich die folgenden Resultate:

1) Die Pflanzen waren mitgenommen worden und wurden nachts, und am zweiten Tag des Versuchs im Schatten, im Laboratorium aufgehoben.

Vormittags 10.45 wogen die zwei, vorsichtig oberflächlich abgetrockneten Versuchszweige 9,2 g, um 11.30 nur noch 8,4 g, nachmittags um 12.20 noch 7,65 g, um 3.10 noch 6,65 g. Die Blätter waren um diese Stunde sehr stark gewelkt und fingen schon zu vertrocknen an. Wir beobachteten hier also im Schatten einen Verdunstungsverlust von je 11,6 %, 9,8 % und 3,6 % pro Stunde.

Andere Beispiele von sehr dicht behaarten Pflanzen, welche trotzdem stark verdunsten, gibt es viele. Die stark behaarte Ficus pilosa, welche habituell der unbehaarten Ficus elastica sehr ähnlich sieht, verdunstet z. B. gleichfalls viel stärker als diese.

## XII. Euphorbia thymifolia.

Euphorbia thymifolia ist eine kleine, sehr tief wurzelnde, krautige Pflanze mit schlaff niederliegenden, kleinblätterigen, nicht angewurzelten Zweigen, welche an kahlen, trockenen Stellen auf Java und in Brasilien häufig vorkommt. Man sieht diese Pflanze z. B. vielfach als Unkraut auf Kieswegen in Gärten oder in Rissen von zementierten Böden, falls solche während einen großen Teil des Tages von der Sonne beschienen werden.

Von xerophilen Anpassungen, in dem Sinne, daß diese Pflanze eine verhältnismäßig geringe Verdunstung zeigen würde, ist keine Rede; im Gegenteil, die Verdunstung von Euphorbia thymifolia ist stärker als von mir bei irgendeiner anderen Pflanze beobachtet wurde.

Bei einem Versuch in Campos mit einer Pflanze, welche in einem Riß eines Zementbodens wuchs, beobachtete ich die folgende Gewichtsabnahme:

**Tabelle X.**

| | | Beobachtetes Gewicht in g | Im Verhältnis zum Gewicht beim Anfang des Versuches in % |
|---|---|---|---|
| Vormittags | 10.53 | 4,4 | 100 |
| „ | 11.00 | 3,8 | 86,4 |
| „ | 11.08 | 3,2 | 72,7 |
| „ | 11.23 | 2,5 | 56,8 |

Verengerung der Spaltöffnungen scheint gar nicht stattzufinden, während der ersten 7 Minuten wird 13,6 % des ursprünglichen Gewichtes verdunstet, während der folgenden 8 Minuten 13,7 %.

Es war ein sehr heißer Tag, die Lufttemperatur im Schatten ± 34°, das Thermometer neben der Versuchspflanze auf dem Zementboden zeigte 52°.

Jedenfalls verdunstet Euphorbia thymifolia wenn die Pflanze einen großen Teil des Tages von der Sonne beschienen wird, pro 24 Stunden mindestens eine Menge Wasser, welche mit dem sechs- bis achtfachen Gewichte der beblätterten Zweige übereinstimmt.

Ebenso wie Euphorbia thymifolia, verhalten sich mehrere an solchen Standorten vorkommende Pflanzen. Auch Volkens erwähnt in seinen Studien über die Flora der Arabisch-Ägyptischen Wüste krautige Pflanzen mit zarten Blättern, welche offenbar sehr stark verdunsten, aber ihren Wasserbedarf der tieferen Schichten des Bodens entnehmen.

Man darf meines Erachtens Euphorbia thymifolia und ähnliche Pflanzen, welche an scheinbar sehr trockenen Standorten vorkommen, jedoch tatsächlich sehr stark verdunsten, nicht unter die Xerophyten einreihen.

## XIII. Eintrocknende und bei Befeuchtung auflebende Pflanzen.

Auch diese Pflanzen, wozu auch die Flechten, die meisten Laub- und viele Lebermoose gehören, möchte ich nicht zu den Xerophyten rechnen.

Mehrere in dieser Weise lebende Pteridophyten wurden von mir untersucht. Als Beispiele erwähne ich:

Selaginella convoluta kommt bei Rio de Janeiro nicht selten an kahlen Felswänden vor und wird auch in den trockenen wüstenähnlichen Gegenden des Innern vielfach beobachtet. Die Pflanze breitet ihre Zweige bei Befeuchtung aus und zeigt sodann eine frischgrüne Farbe. Bei Wassermangel rollen die Äste sich zusammen und die ganze Pflanze sieht sodann aus wie ein fahlgrauer Knäuel. Im Laboratorium verlor eine frische Pflanze von Selaginella convoluta in $1^1/_2$ Stunden 22,6 % ihres Gewichtes und die Pflanze war nach 20 Stunden fast lufttrocken. Bei trockenem hellem Wetter vertrocknet die Pflanze an ihren normalen Standorten jedesmal im Laufe des ersten regenlosen Tages und sie bleibt nachher im Zustande latenten Lebens, bis sie unter dem Einfluß eines Regenschauers sich wieder belebt. Vegetieren tut die Pflanze nur während der Regenzeit. In ähnlicher Weise verhalten sich wohl auch Selaginella lepidophylla und andere solche Arten.

Polypodium incanum kommt in der Küstenregion von Brasilien (auch in Mittel- und Nordamerika) sehr häufig vor als Epiphyt an Baumstämmen. Die Pflanze lebt, wie schon von Schimper beobachtet wurde, in ähnlicher Weise wie die Laubmoose. Die Verdunstung ist ebenso wie bei Selaginella convoluta außergewöhnlich stark. Einige Pflanzen von Polypodium incanum verloren im Laboratorium innerhalb 1 Stunde 21 % und in weniger als 3 Stunden 40 % ihres Gewichtes. Innerhalb 24 Stunden waren sie lufttrocken. Man sieht auch im Freien diese Art jedesmal am zweiten oder dritten regenlosen Tage im Zustande latenten Lebens übergehen.

Polypodium angustum verhält sich ähnlich, diese Art zeigte im Laboratorium innerhalb 1 Stunde 10 % Gewichtsverlust, innerhalb 3 Stunden 22 %, nach 24 Stunden waren auch die Pflanzen dieser Art fast lufttrocken.

Polypodium lanceolatum verlor im Laboratorium in 3 Stunden 30 %, in 24 Stunden mehr als 50 %.

Eine Pflanze des dicht wollig behaarten, gleichfalls eintrocknenden und sich wieder neu belebenden Polypodium lepidopteris verlor innerhalb 24 Stunden im Laboratorium mehr als 40 %. Auch diese Art, welche häufig an mehr besonnten Standorten — an Mauern und wohl auch an Felsen — vorkommt als die drei vorher genannten Polypodium-Arten, vertrocknet im Freien jedesmal am zweiten oder dritten regenlosen Tag.

In ähnlicher Weise verhalten sich noch verschiedene andere Polypodium-Arten und auch einige andere Farne, wahrscheinlich auch einige dicht wollig behaarte Aneimia-Arten, wobei der wollige Haarfilz meistens als xerophile Anpassung, als Einrichtung zur Herabsetzung der Transpiration betrachtet wird.

Es ist meines Erachtens jedoch verfehlt, bei einer derartig starken Transpiration von Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration, von xerophilen Anpassungen zu reden.

## XIV. Periodisch das Laub abwerfende tropische Bäume.

Die während der Trockenzeit kahl stehenden tropischen Bäume zeigen im allgemeinen eine verhältnismäßig starke, häufig sogar eine sehr starke Verdunstung. Für Tectona grandis beobachtete ich im Laboratorium [1]) bei Versuchen in Rio de Janeiro eine Verdunstung von 8,1 % des Gewichtes, während der ersten Stunde des Versuches. Die

1) Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1913, Bd. XXXI.

Blätter des Versuchsastes waren innerhalb 24 Stunden ganz und gar vertrocknet.

Cassia fistula verdunstete im Laboratorium innerhalb der ersten Stunde 8,4 %, die Blätter waren gleichfalls nach 24 Stunden total vertrocknet.

Für Bombax spec. beobachtete ich unter denselben Bedingungen eine Verdunstung von 3,3 % pro Stunde am Anfang des Versuches; nach 48 Stunden waren die Blätter fast vertrocknet und fingen an abzusterben.

Die Lebensvorgänge verlaufen bei den periodisch entblätterten tropischen Bäumen in einer ausgeprägt rhythmischen Weise; bei Wassermangel treten diese Arten in einen Zustand minimalen Lebens ein, gerade wie außerhalb der Tropen die meisten überbleibenden Pflanzen in einen Zustand der Winterruhe übergehen.

Wenn man den Ausdruck Xerophyten auffaßt als ausschließlich pflanzengeographischen Begriff, leuchtet es ein, verschiedene periodisch entblätterte tropische Bäume bei den Xerophyten einzureihen. Einige von den schon vorher genannten Pflanzen, wie Selaginella convoluta, Polypodium lepidopteris, viele Flechten, einige Laubmoose und einzelne Lebermoose würde man dann gleichfalls zu den Xerophyten rechnen.

Wenn wir jedoch die Xerophyten definieren als Pflanzen, welche für ihre normalen Lebensverrichtungen wenig Wasser brauchen und infolgedessen sehr widerstandsfähig sind gegen Wassermangel, darf man derartige Pflanzen, wie Cassia fistula, Tectona grandis, die Bombaceen, Selaginella convoluta, Polypodium lepidopteris usw., welche für ihre normalen Lebensverrichtungen viel Wasser brauchen, jedoch mit Leichtigkeit in einen Zustand minimalen oder latenten Lebens übergehen, nicht bei den Xerophyten einreihen. Vielleicht würde hier der von Schimper in etwas anderem Sinne verwendete Ausdruck Tropophyten angebracht sein; man könnte alsdann Temperatur-tropophyten und Feuchtigkeitstropophyten unterscheiden.

In dieser Weise würde der scharfe physiologische Gegensatz zwischen dem sehr wenig verdunstenden Polypodium vaccinifolium und den anderen genannten Polypodium-Arten in den Namen sofort ausgeprägt sein: Polypodium vaccinifolium — Xerophyt; Polypodium incanum, lepidopteris usw. — Feuchtigkeits-tropophyt.

## XV. Tropische Bäume mit lederartigen Blättern, welche nicht periodisch entblättert stehen.

Die in diese Kategorie gehörenden Pflanzen zeigen im allgemeinen eine ziemlich geringe Verdunstung und einige Vertreter dieser Gruppe nähern sich in dieser Hinsicht den echten Xerophyten.

Bei einem Versuch in Rio de Janeiro verlor ein beblätterter Ast einer Garcinia spec. im Laboratorium in den ersten 24 Stunden 7 % seines Gewichts und erst nach 6 Tagen fing das älteste Blatt zu vertrocknen an. Die pro Zeiteinheit verdunstete Menge war inzwischen herabgesetzt bis auf 3 % des ursprünglichen Gewichts pro 24 Stunden.

Ein beblätterter Ast von Mimusops coriacea verlor, gleichfalls im Laboratorium, innerhalb der ersten 24 Stunden 7 % seines Gewichtes.

Für beblätterte Zweige von Ficus elastica beobachtete ich in Batavia, gleichfalls im Schatten, einen Verlust von 4,5 % innerhalb der ersten 24 Stunden; nach 5 Tage war die Verdunstung bis auf 3 % pro 24 Stunden herabgesetzt, die Versuchszweige fingen jedoch an abzusterben.

Für Mangifera indica beobachtete ich bei Versuchen im Freien, in der Sonne, auf dem Strande bei Batavia, innerhalb 3 Stunden einen Gewichtsverlust von 6 %. Im Laboratorium, bei Versuchen in Rio de Janeiro, beobachtete ich einen Verlust von 11 % innerhalb der ersten 24 Stunden, und die Versuchszweige fingen nach 4 Tagen, als die Verdunstung bis auf 7 % pro 24 Stunden gesunken war, zu vertrocknen an.

An einem Ast von Calophyllum inophyllum beobachtete ich im Freien, in der Sonne, auf dem Strande bei Batavia innerhalb 2 Stunden einen Verlust von 6,2 %.

12 Blätter eines in der Dünenformation auf den Koralleninseln bei Batavia wachsenden Pandanus verloren im Laboratorium innerhalb der ersten 20 Stunden ± 5 % ihres Gewichtes. Schließlich verringerte sich der Verdunstungsverlust für die jungen Blätter bis auf 3 % pro 24 Stunden. Nach 14 Tagen waren die jungen Blätter noch nicht vollständig abgestorben. Im Freien, in der Sonne ist die Verdunstung der Pandanus-Blätter auffällig gering; bei den wiederholt versuchten Wägungen am Strande der Koralleninsel konnte ich nie eine deutliche Gewichtsabnahme der Versuchsblätter konstatieren, es blieb der Gewichtsverlust also immer innerhalb der, bei solchen großen Blättern allerdings ziemlich weiten Grenzen der Versuchsfehler.

Ein beblätterter Ast von Rhizophora spec. verlor in der Sonne, auf dem Strande einer der Koralleninseln bei Batavia, innerhalb 4½ Stunden 10,7 % seines Gewichtes.

Beblätterte Äste von Bruguiera gymnorhiza verloren im Laboratorium zu Batavia innerhalb 24 Stunden 8,2 %, davon in den ersten 4 Stunden 3,4 %. Nach 4 Tagen war die Verdunstung herabgesetzt bis auf 5 % pro 24 Stunden, die Äste fingen jedoch an abzusterben.

Viele Vertreter dieser Gruppe, z. B. die Garcinien und Ficus elastica, sind einheimisch im tropischen Regenwalde, halten jedoch ohne Nachteil ziemlich lange Trockenperioden aus.

Calophyllum inophyllum wächst am Meeresstrande im Sand. Die Rhizophoras und Bruguieras wachsen ausschließlich in der Mangrove- oder in der Nipahformation, wo ihnen eine unbeschränkte Menge Wasser zur Verfügung steht. Nie beobachtet man diese Pflanzen an Stellen, wo der Boden nicht nahezu mit Wasser gesättigt ist. Die Wurzel der echten Mangrovegewächse können offenbar nur aus einem nahezu mit Wasser gesättigtem Boden ihren Wasserbedarf decken.

Es ist denn auch meines Erachtens vollkommen unmotiviert die Rhizophora- und Bruguiera-Arten bei den Xerophyten einzureihen, diese Pflanzen verdunsten zwar nicht besonders stark, sind jedoch gar nicht widerstandsfähig gegen Wassermangel.

Die auf Java in der Dünenformation und in verhältnismäßig dürren Gegenden vorkommenden Pandanus-Arten würde man eventuell als Übergangsformen zu den Xerophyten betrachten können. Diese Pflanzen verdunsten offenbar auch in der Sonne nur wenig und haben im fleischigen Stamm eine große Wasserreserve; der Wasserbedarf scheint zwar etwas, jedoch verhältnismäßig nicht viel größer zu sein als bei den, in den brasilianischen Dünenregionen vorkommenden Bromelia Karatas und Nidularias.

Mangifera indica, Garcinia spec., Calophyllum inophyllum, Mimusops coriacea und Ficus elastica möchte ich nicht zu den Xerophyten rechnen. Es ist noch eine sehr weite Kluft zwischen diesen Pflanzen, deren abgeschnittene beblätterte Zweige im Schatten mindestens 3 % ihres Gewichtes pro Tag verlieren und innerhalb 6 Tagen vertrocknen und dem untersuchten Philodendron, wovon ein abgeschnittenes Blatt sich 31 Tage frisch erhielt und schließlich nur 0,7 % pro Tag verdunstete. Hierzu kommt noch, daß das untersuchte Philodendron eine typische Schattenpflanze ist, welche sich im Laboratorium ungefähr in ihrer normalen Lichtintensität befindet, daß also

die gefundene Minimumverdunstung von 0,7 % des Blattgewichtes pro Tag ungefähr der geringsten Verdunstung unter den normalen Vegetationsbedingungen gleichkommt. Die untersuchten Pflanzen mit lederartigen Blättern, Ficus elastica, Mimusops coriacea, Garcinia spec., Calophyllum inophyllum, Rhizophora, Bruguiera, Mangifera indica sind jedoch keine typischen Schattenpflanzen und verdunsten wahrscheinlich im Freien unter allen Umständen beträchtlich mehr als die im Schatten, im Laboratorium gefundenen 3 % des Gewichtes der beblätterten Zweige.

Ich möchte denn auch unbedingt Philodendron und die sich ähnlich verhaltenden anderen semiepiphytische Araceen zu den Xerophyten rechnen und die oben genannten Pflanzen mit lederartigen Blättern nicht als solche betrachten.

Daß es jedoch Pflanzen gibt, wo man in Zweifel sein kann, ob man sie bei den Xerophyten einreihen soll oder nicht, leuchtet ein. Eine scharfe Grenze zwischen xerophyten und nicht xerophyten Pflanzen ist überhaupt nicht zu ziehen. Daß einige Pandanus-Arten einen Übergang darstellen, wurde schon erwähnt. So gibt es auch unter den epiphytischen Orchideen einige Arten, welche verhältnismäßig sehr stark verdunsten, wie z. B. das javanische Dendrobium Pandaneti und einige brasilianische Stenoptera-Arten. Unter den epiphytischen Farnen gibt es auch mehrere Arten, z. B. Polypodium Brasiliense und Polypodium decurrens, welche verhältnismäßig stark verdunsten, ohne daß man sie jedoch bei den Feuchtigkeitstropophyten einteilen könnte. Die Bromeliaceen darf man zwar fast ausnahmslos zu den Xerophyten rechnen, es gibt jedoch welche, wie z. B. eine bei Rio de Janeiro häufige Pitcairnia, wo diese Einteilung doch kaum begründet erscheint.

Trotz dieser zweifelhaften Fälle kommt es mir vor, daß die Entscheidung, ob eine Pflanze als Xerophyt bezeichnet werden soll oder nicht, viel sicherer geschehen kann durch einfache Verdunstungsversuche als durch eine anatomische Untersuchung.

---

Wenn wir uns die historische Entwicklung der heutzutage gültigen anatomisch-physiologischen Auffassung über „Xerophyten“ und „xerophilen Bau“ klarzulegen versuchen, glaube ich, daß hierin noch ein Rest steckt von der, übrigens fast verschollenen Meinung, welche die Transpiration als eine entweder bedeutungslose oder schädliche Nebenerscheinung der Kohlensäureaufnahme, als ein notwendiges Übel be-

trachtete. Dazu kam die — an der Hypothese des Kampfes ums Dasein als formgestaltendes Prinzip entlehnte — Auffassung, daß die Pflanzengestalten entstanden wären durch langsame, schrittweise Anpassung an bestimmte Standorte. Man betrachtet bei dieser Auffassung den Standort als die Konstante, die Pflanze jedoch als die Variable, welche sich im Laufe der Zeiten an die Konstante adaptiert hat.

Dieser Auffassung kommt tatsächlich Gültigkeit zu für verschiedenartige Variationen innerhalb der Grenzen der Art, sogenannte Standortsvariationen, lokale Rassen und Modifikationen unter dem Einfluß der Umgebung. Diese Variationen sind unter Umständen bei plastischen Arten sehr beträchtlich und sind auch vielfach experimentell erforscht. Man darf hier meines Erachtens mit gutem Rechte den Ausdruck Anpassung verwenden und also sagen, daß irgendeine Pflanzenart sich an das Leben im Hochgebirge, im Wasser, im Schatten oder an der Sonne anpaßt, d. h. daß diese Pflanze in bestimmter, experimentell zu verfolgender Weise auf ihre Umgebung reagiert. Vieles deutet jedoch dahin, daß diese Reaktionen der Pflanze auf ihre Umgebung zwar nicht als Erscheinungen der fluktuierenden Variabilität betrachtet werden dürfen, jedoch gerade wie diese, nur in beschränktem Maße akkumulativ und erblich sind.

In Gegensatz zu diesen „Anpassungen“ wird man häufig, wo man mit Unterschieden außerhalb der Grenzen der Art zu tun hat, sich auf den Standpunkt zu stellen haben, daß die Art durch Mutationen in unbestimmter Richtung entsteht und gewissermaßen konstant ist. Wenn irgendeine Art mit bestimmter Struktur und bestimmten physiologischen Eigentümlichkeiten sich einen Platz erobern kann, wo die Wachstumsbedingungen ihr zusagen, erhält sie sich; findet sie keinen ihr zusagenden Platz, so stirbt die Art aus. Bei dieser Betrachtungsweise ist die Pflanze die Konstante, der Standort die Variable.

Im allgemeinen beobachtet man, neben vielen indifferenten Merkmalen und Eigenschaften, eine deutliche Übereinstimmung zwischen den normalen Standort irgendeiner Pflanzenart und ihren morphologischen, anatomischen und physiologischen Eigentümlichkeiten. Diese Übereinstimmung braucht jedoch nicht notwendig derart gedeutet zu werden, daß diese Pflanzenart sich an diese Umgebung angepaßt hätte, sondern kann ja auch erklärt werden durch die Annahme, daß jede Pflanzenart sozusagen verschiedenartige Standorte durchprobiert hat und sich schließlich erhält in derjenigen Umgebung, welche am besten stimmt zu ihren unveränderlichen morphologischen, anatomischen und physiologischen Merkmalen.

Wenn man die Berechtigung dieser Auffassungsweise anerkennt. ist es empfehlenswert den Ausdruck „Anpassung“ in solchen Fällen zu vermeiden. Wenn man sagt, daß die Opuntias sich in jeder Hinsicht an das Leben in der Wüste „angepaßt“ haben oder daß sie zahlreiche „xerophile Anpassungen“ aufweisen, liegt an diesem Ausdruck der Gedanke zugrunde, daß die Opuntias ein Produkt ihrer Umgebung wären.

Sagt man jedoch, daß die Opuntia-Arten viele Eigenschaften zeigen, wodurch sie sich speziell eignen für das Leben in der Wüste, so konstatiert man eine Tatsache und läßt unentschieden, ob die Eigentümlichkeiten der Gattung Opuntia eine Folge sind von der Umgebung oder ob umgekehrt, das Leben in der Wüste eine Folge ist von der Eigenart der Gattung Opuntia.

Wenn man in dieser Weise des „in dubiis abstine“ eingedenk bleibt und die ungenügend motivierte Benutzung des Ausdrucks „Anpassung“ vermeidet, steht man sozusagen freier und unabhängiger gegenüber den vielen Problemen, welche auf dem Grenzgebiete der vergleichenden Pflanzenanatomie und Pflanzenphysiologie noch der Untersuchung zugänglich sind.

Man darf alsdann auch nicht mehr auf Grund des Vorkommens irgendwelcher anatomischer Merkmale von „xerophiler Anpassung“ reden und infolge einer bloß anatomischen Untersuchung entscheiden ob eine Pflanze „xerophyt“ sei oder nicht. Man darf dann nur diejenigen Pflanzen Xerophyten nennen, welche tatsächlich für ihre normalen Lebensverrichtungen wenig Wasser brauchen und welche im Freien sehr widerstandsfähig sind gegen Wassermangel.

Botanisches Laboratorium Leiden, Februar 1914.

---

Druck von Anton Kämpfe, Jena.

# Eingegangene Literatur.

1) R. Chodat, Monographie d'algues en culture pure. Materiaux pour la flore cryptogamique Suites, Vol. IV, Fasc. 2. K. J. Wyss' Verlag, Bern. Preis: M. 14,40.

2) O. Drude, Die Ökologie der Pflanzen. Verlag von Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig. Preis: geh. M. 10,—, geb. M. 11,—.

3) Prof. Dr. Jakob Eriksson - Stockholm, Die Pilzkrankheiten der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Mit 135 Abbildungen. Reichenbach'sche Verlagsbuchhandlung, Leipzig. Preis: ungebunden M. 3,50, in Leinenband M. 4,50.

4) C. Fruwirth, Die Kornblume (Centaurea Cyanus L.). Die Bekämpfung des Unkrautes, 10. Stück. Arbeiten der deelschen Landwirtschaftsgesellschaft, Heft 240.

5) K. Gohlke, Die Brauchbarkeit der Serumdiagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreich. Stuttgart und Berlin 1913, Verlag von F. Grub. Preis: M. 4,—.

6) Dr. Amerigo Hofmann, k. k. Oberforstkommissär, Aus den Waldungen des fernen Ostens. Forstliche Reisen und Studien in Japan, Formosa, Korea und den angrenzenden Gebieten Ostasiens. Mit 9 Textfiguren, 94 zum Teil farbigen Abbildungen auf 51 Kunstdrucktafeln, zumeist nach Originalaufnahmen des Verfassers, 4 farbigen Abbildungen formosanischer Holzarten in Faksimiledruck und 3 geographischen Karten. Wien 1913, Verlag von Wilhelm Frick. Preis: Kr. 14,40 = M. 12,—.

7) C. Hess, Die Entwicklung von Lustsinn und Farbensinn in der Tierreife. Wiesbaden 1914, Verlag von J. P. Bergmann. Preis: M. 1,60.

8) C. C. Hosséus, Durch König Tschulolongkorn's Reich. Eine deutsche Siamexpedition. Mit 125 Illustrationen und einer Karte. Verlag von Strecker & Schröder, Stuttgart. Preis: geh. M. 15,—, geb. M. 18,—.

9) Hummel, Gliederung der elsässischen Flora. (Beilage zum Jahresbericht des bischöflichen Gymnasiums in Straßburg 1913).

10) Dr. Ludwig Lämmermayr, Unser Wald. Ein Kapitel denkender Naturbetrachtung im Rahmen der vier Jahreszeiten. Mit 71 Abbildungen. Thomas' Volksbücher Nr. 98 bis 101. Preis: brosch. M. —,80, geb. M. 1,10.

9) A. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben. Dritte, von Prof. Dr. A. Hansen neubearbeitete und vermehrte Auflage. Mit über 500 Abbildungen im Text und etwa 80 Tafeln in Farbendruck, Ätzung und Holzschnitt. Verlag des Bibliographischen Instituts in Leipzig und Wien. 1. Bd. in Halbleder geb. M. 14,—. 2. Bd. desgl.

10) L. Loeske, Die Laubmoose Europa's. I. Grimmiaceae. Verlag von Hoffmann & Campe (Max Lande), Berlin-Schöneberg. Preis: M. 18,—.

11) F. Merkel, Berichte über Saatenversuche 1912. I. Sommersaaten, II. Wintersaaten. Arbeiten der deutschen Landwirtschaftsgesellschaft, Heft 242 und 247.

14) M. Rikli, Natur und Kulturbilder aus den Kaukasusländern. Mit 61 Tafeln. Verlag: Artist. Institut Orell Füssli, Zürich. Preis: brosch. M. 8,—, geb. M. 10,—.

12) C. v. Seelhorst, Der Verbleib des Gründüngungsstickstoffes im Sandboden auf Grund von Vegetationsversuchen. Arbeiten der deutschen Landwirtschaftsgesellschaft, Heft 241.

13) Dr. G. Stiasny-Wien, Das Plankton des Meeres. (Sammlung Göschen Nr. 675.) G. J. Göschen'sche Verlagshandlung, G. m. b. H. in Berlin und Leipzig. Preis: in Leinwand geb. M. —,90.

---

Besprechung eingesandter Bücher findet in der „Flora“ nicht statt; es werden nur die Titel mit Preis angeführt.

F Bot
v.106
no. 4

# FLORA

ODER

# ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

**NEUE FOLGE. SECHSTER BAND**

(DER GANZEN REIHE 106. BAND)

**VIERTES HEFT**

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

---

MIT 2 TAFELN UND 10 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

ERSCHIENEN AM 23. APRIL 1914

1914
MAY 15

# Inhaltsverzeichnis.


Seite

WEINZIEHER, SIMON, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Xyris indica L. Mit Tafel VI u. VII und 10 Abbildungen im Text 393—432

KAMERLING, Z., Welche Pflanzen sollen wir „Xerophyten“ nennen? 433—454

Titel und Inhalt für Band 106.


---


## Verlag von Gustav Fischer in Jena.

## Neue Veröffentlichungen.

**Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern.** Von Dr. **Nicolas Swart.** Mit 5 Tafeln. (IV, 118 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 6 Mark.

Die vorliegende Arbeit prüft die Auswanderungstheorie, die seit der Kritik Wehmers in Mißkredit geraten war, erneut auf ihre Richtigkeit, was um so mehr geboten war, als in der Zwischenzeit einige Arbeiten erschienen sind, welche mit Berücksichtigung der Wehmerschen Einwände fast ohne Ausnahme die Richtigkeit der alten Theorie darlegten. Ganz neuerdings liegen auf diesem Gebiete noch einige mehr umfassende Untersuchungen vor. Der immer noch vorhandene Widerspruch motiviert gegenüber der Unmasse von Analysen, die schon über diese Frage vorliegen, den experimentellen Teil der vorliegenden Arbeit; sie wird dazu beitragen, abgesehen von dem Versuch zur kausalen Erklärung der analytischen Befunde, zunächst einmal die Tatsachen selbst endgültig festzustellen. Botaniker, Physiologen und Biologen werden Käufer der Schrift sein.

---

**Das neue botanische Institut der Universität Innsbruck.** Von Prof. Dr. **E. Heinricher.** Mit 3 Tafeln. 1914. Preis: 80 Pf.

Die Verlegung des botanischen Gartens in Innsbruck hatte auch die Verlegung und den Neubau des Botanischen Instituts zur Folge. Ein den modernsten Anforderungen entsprechendes Institut ist jetzt entstanden, und deshalb wird die Beschreibung der Einrichtung und der Entstehung dieses Baues, die mit einigen photographischen Abbildungen verdeutlicht sind, in botanischen Kreisen erwünscht sein.

---

**Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens.**

Von Dr. **Henrik Lundegårdh.** Privatdozent an der Universität Stockholm. (V, 63 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 2 Mark.

Die chemische und physikalische Physiologie findet in dem Organismus überall Vorgänge, die den Gesetzen der Chemie und Physik folgen. Lundegårdh sucht in obiger Schrift aus diesen Tatsachen allgemeine kausale Prinzipien abzuleiten, die es dann ermöglichen, die innere Konstruktion und Arbeitsweise der Zelle (des Protoplasmas) bei Regulationen, ontogenetische Formbildung, Regeneration einigermaßen zu verstehen. Die Broschüre kann daher allen empfohlen werden, die sich für die Fortschritte der experimentellen Biologie interessieren.

---

**Recueil des Travaux botaniques Néerlandais** publié par la Société Botanique Néerlandaise sous la Rédaction de M. M. **M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, de Vries, Th. Weevers** et **F. A. F. C. Went.**

**Band X, Lieferung 3/4.** Mit 3 Tafeln und 62 Abbildungen im Text. Preis: 6 Mark 50 Pf.

Inhalt: **Beiträge zur Blattstellungslehre.** I.: **Die Theorie.** Von J. C. Schoute. Mit 2 Tafeln und 50 Abbildungen im Text. - **Über Pseudokonchoiden.** Von † Prof. Dr. R. H. Schoute. Mit 12 Abbildungen im Text. — **Über die Luxemburghieen-Gattungen** Schuurmansia, Schuurmansiella und Blastemanthus. Von Hans Hallier. Mit 1 Tafel.

**[Preis für den ganzen Band (4 Lieferungen): 12 Mark 50 Pf.]**

Seit April 1913 erscheint:

# Die Süsswasser-Flora

## Deutschlands, Österreichs und der Schweiz

Bearbeitet von

Prof. Dr. **G. Beck R. v. Mannagetta und Lerchenau** (Prag), Dr. **O. Borge** (Stockholm), **J. Brunnthaler** (Wien), Dr. **W. Heering** (Hamburg), Prof. Dr. **R. Kolkwitz** (Berlin), Dr. **E. Lemmermann** (Bremen), Dr. **J. Lütkemüller** (Baden bei Wien), **W. Mönkemeyer** (Leipzig), Prof. Dr. **W. Migula** (Eisenach), Dr. **M. v. Minden** (Hamburg), Prof. Dr. **A. Pascher** (Prag), Prof. Dr. **V. Schiffner** (Wien), Prof. Dr. **A. J. Schilling** (Darmstadt), **H. v. Schönfeldt** (Eisenach), **C. H. Warnstorf** (Friedenau b. Berlin), Prof. Dr. **J. N. F. Wille** (Christiania), Kustos Dr. **A. Zahlbruckner** (Wien).

Herausgegeben von

Prof. Dr. **A. Pascher** (Prag).

Einteilung:

*) Heft 1: **Flagellatae I.** Allgemeiner Teil von A. Pascher; *Pantostomatinae*, *Protomastiginae*, *Distomatinae* von E. Lemmermann. Mit 252 Abbildungen im Text. (IV, 138 S.) 1914. Preis: 3 Mark 50 Pf., geb. 4 Mark.

*) Heft 2: **Flagellatae II.** *Chrysomonadinae*, *Cryptomonadinae*, *Eugleninae*, *Chloromonadinae und gefärbte Flagellaten unsicherer Stellung.* Von A. Pascher und E. Lemmermann. Mit 398 Abbildungen im Text. (IV, 192 S.) 1913. Preis: 5 Mark, geb. 5 Mark 50 Pf.

*) Heft 3: **Dinoflagellatae (Peridineae)** (*Flagellatae III*). Von A. J. Schilling. Mit 69 Abbildungen im Text. (IV, 66 S.) 1913. Preis: 1 Mark 80 Pf., geb. 2 Mark 30 Pf.

Heft 4: **Volvocales** (*Flagellatae IV*) mit dem allgemeinen Teile der *Chlorophyceae*. (*Chlorophyceae I.*) Von A. Pascher.

Heft 5: **Tetrasporales, Protococcales.** (*Chlorophyceae II.*) Von E. Lemmermann und J. Brunnthaler.

Heft 6: **Ulotrichales, Mikrosporales, Oedogoniales.** (*Chlorophyceae III.*) Von W. Heering.

Heft 7: **Siphonales, Siphonogladiales** (*Chlorophyceae IV*). Von W. Heering.

Heft 8: **Desmidiaceae.** Von J. Lütkemüller.

*) Heft 9: **Zygnemales.** Von O. Borge und A. Pascher. Mit 89 Abbildungen im Text. (IV, 51 S.) 1913. Preis: 1 Mark 50 Pf., geb. 2 Mark.

*) Heft 10: **Bacillariales (Diatomeae).** Von H. v. Schönfeldt. Mit 379 Abbildungen im Text. (IV, 187 S.) 1913. Preis: 4 Mark, geb. 4 Mark 50 Pf.

Heft 11: **Heterokontae, Phaeophyceae, Rhodophyceae.** Von W. Heering. — **Charales.** Von W. Migula.

Heft 12: **Schizophyceae.** Von F. N. Wille.

Heft 13: **Schizomycetes.** Von R. Kolkwitz. — **Fungi.** Von M. von Minden. — **Lichenes.** Von A. Zahlbruckner.

*) Heft 14: **Bryophyta** (*Sphagnales*, *Bryales*, *Hepaticae*). Von C. H. Warnstorf, W. Mönkemeyer, V. Schiffner. Mit 500 Abbildungen im Text. (IV, 222 S.) 1914. Preis: 5 Mark 60 Pf., geb. 6 Mark 20 Pf.

Heft 15: **Pteridophyta, Anthophyta.** Von G. v. Beck.

Heft 16: **Phytoplankton.** Von A. Pascher.

——— Die mit *) versehenen Hefte sind bereits erschienen. ———

Fortsetzung auf Seite 4 des Umschlags.

Fortsetzung von Seite 3 des Umschlags.

Die Süßwasser-Flora erscheint gewissermaßen als **Gegenstück zur Süßwasserfauna** (herausgegeben von A. Brauer) und auch in ihrem Kleide. Die Süßwasser-Flora geht aber weit über den Rahmen der Süßwasserfauna hinaus: sie umfaßt Deutschland, Österreich und die Schweiz und behandelt auch viele Formen der anstoßenden Randgebiete. Damit ist der Benutzer in den Stand gesetzt, nicht nur Wiederholungs-, sondern auch Neubeobachtungen zu machen und damit auch seine floristische Kenntnis zu erweitern. Großes Gewicht wurde ferner auch gelegt auf die Betonung ungeklärter Formen, strittiger Fragen in bezug auf Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaft, sowie auf Hinweise auf Lücken in unserem Wissen über die einzelnen Hydrophyten. Dadurch wieder kann der Benutzer glückliche Zufälle in der Erlangung geeigneten Materials, und wie sehr ist jeder besonders bei den Niederen auf derartige glückliche Zufälle angewiesen, auch zur Vervollständigung unseres Wissens verwenden.

Als ein besonderer Vorzug der Süßwasser-Flora ist die ausgiebige Beigabe von Textfiguren zu bezeichnen, Es wurden soweit als **möglich alle Arten in einfachen Textfiguren abgebildet,** die speziell die für das Erkennen wichtigen Details klar wiedergeben. Ein großer Teil dieser Figuren sind Originalzeichnungen, oft nach Originalpräparaten gefertigt — dies trifft besonders zu für die Desmidiaceae, Peridineae, Chrysomonaden, die Moose spez. Sphagnales und Bryales usw. — **Mit ihren weit über 7000 Textfiguren (und annähernd 10000 Einzelfiguren) läßt die Süßwasser-Flora alle bisher erschienenen einschlägigen Werke weit hinter sich. — Die „Süßwasser-Flora" stellt den ersten Versuch dar, die Gesamtheit der heimischen Süßwasserorganismen in Wort und Bild, sowie in kritischer, wissenschaftlich völlig auf der Höhe stehender Weise, darzustellen.**

Trotzdem eine derart ausgiebige figürliche Darstellung das Erkennen der Arten ungemein erleichtert, **wurde großes Gewicht gelegt auf die Abfassung klarer Bestimmungsschlüssel, die leicht und sicher zur Erkennung der Art führen sollen.** Der Umstand, daß die einzelnen Gruppen nur von den besten Kennern bearbeitet wurden, hat auch hier über Schwierigkeiten in der Darstellung hinweggeholfen, die immer in den Fällen auftreten, in denen es sich um rein kompilatorische Darstellung einer Disziplin durch einen Nichtfachmann handelt. Das Prinzip einheitlich gemachter Bestimmungsschlüssel wurde ruhig in den Fällen durchbrochen, wo die Eigenart einer Gruppe einen anderen Modus für praktischer erscheinen ließ: das Hauptgewicht wurde immer auf Klarheit und Sicherheit bei der Benutzung gelegt. — Daß es dabei gelang, die einzelnen Arten und Gattungen in einer Reihenfolge zu behandeln, die unseren derzeitigen Anschauungen über die Verwandtschaftsverhältnisse möglichst entspricht, erhebt die Süßwasser-Flora weit über eine zum bloßen Bestimmen dienende Exkursionsflora.

Im allgemeinen wurde das vorausgesetzt, was die gebräuchlicheren Lehrbücher der Botanik (Bonner Lehrbuch, Giesenhagen, Prantl-Pax, Chodat u. a.) bringen. Gleichwohl erschien es **im Interesse von Anfängern** für angezeigt, **der speziellen Behandlung jeder einzelnen größeren Gruppe noch einen allgemeinen Teil vorauszuschicken, der das Wichtigste aus der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, der Biologie, den Untersuchungs-, Kultur- und Präpariermethoden enthält.**

Betont sei ferner, daß die vorliegende Bearbeitung großenteils keine bloße Kompilation wie es viele der in letzter Zeit speziell über die niederen Pflanzen erschienenen Florenwerke darstellt. Viele Gruppen erfuhren, manche das erstemal überhaupt eine kritische Durcharbeitung, es sei hier nur auf die Chryso- und Cryptomonaden, die Peridineen und andere Flagellaten, die Volvocales, Protococcales, die Ulotrichales, Desmidiaceae, Cyanophyceae und viele andere Familien verwiesen, kritische Bearbeitungen, die sich wohl mehr dem Fachmann als solche darbieten.

Das Heft Phytoplankton ist hauptsächlich für jene Hydrobiologen gedacht, die, ohne Botaniker von Fach zu sein, sich in diesem Heft leicht, ohne sich erst durch die ungeheuere Zahl der Süßwasserformen durcharbeiten zu müssen, über die planktontischen Formen orientieren können.

Die **Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz** erscheint in Taschenformat in 16 einzelnen, selbständigen Heften, die völlig geschlossene Gruppen behandeln. Bis Ende 1914 wird das Werk abgeschlossen sein.

**Jedes Heft ist einzeln käuflich.**

☞ Diesem Hefte liegen drei Prospekte von der Verlagsbuchhandlung **Gustav Fischer** in **Jena** bei, betr. **K. Goebel, „Organographie der Pflanzen", W. Johannsen, „Elemente der exakten Erblichkeitslehre"** (2. Aufl.), **H. Potonié, „Illustrierte Flora von Nord- und Mitteldeutschland"** (6. Aufl.).

DRUCK VON ANT. KAMPFE, JENA.

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F C001
FLORA$MARBURG
106 1913-14
3 0112 009384055